ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY





November 1998 Volume 16, N°1-2



International Society for the Study and Conservation of Amphibians

(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France. – Tel.: (33).(0)1.40.79.34.87. – Fax: (33).(0)1.40.79.34.88. – E-mail: dubois@mnhn.fr.

BOARD FOR 1998

TARIFF FOR 1998 AND 1999

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	280 FF / 56 $ (regular)	560 FF / 112 $
	140 FF / 28 $ (student)	
Subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	300 FF / 60 $ (regular)	600 FF / 120 $
	150 FF / 30 $ (student)	
Back issues of *Alytes*: single issue	70 FF / 14 $	140 FF / 28 $
Back issues of *Alytes*: one complete volume (4 issues)	225 FF / 45 $	450 FF / 90 $
Back issues of *Alytes*: complete set volumes **1** to **15**	2700 FF / 540 $	5400 FF / 1080 $

Five-year (1998-2002) individual subscription to *Alytes*: 1120 FF / 224 $.
Five-year (1998-2002) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*: 1500 FF / 300 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1998 on: 5600 FF / 1120 $.
Life individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 1998 on: 7000 FF / 1400 $.
Patron individual subscription to *Alytes* from 1998 on: 11200 FF / 2240 $ **or more**.
Patron individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 1998 on: 14000 FF / 2800 $ **or more**.

Important notice: from 1996 on, any new life or patron individual subscriber to *Alytes* will be offered a free complete collection of back issues of *Alytes* from the first issue (February 1982) until the start of her/his subscription.

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques **drawn on a French bank** payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above).
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris; **if you use this mode of payment, add 15 FF to your payment for postal charges at our end.**
– In US Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Mark L. WYGODA, Department of Biological and Environmental Sciences, PO Box 92000, McNeese State University, Lake Charles, Louisiana 70609-2000, USA.





INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

November 1998 **Volume 16, N° 1-2**

Alytes, 1998, **16** (1-2): 1-24.

The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura, Leptodactylidae)

W. Ronald HEYER

NHB mail stop 162, Department of Vertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC 20560, USA
E-mail: heyer.ron@nmnh.si.edu

Leptodactylus diedrus **shares some external features with the monotypic genus** ***Vanzolinius*****. Thirty eight characters of morphology and behavior are analyzed for 14 taxa which include species of** ***Leptodactylus*** **chosen to encompass the extremes of variation found in the genus,** ***Vanzolinius discodactylus*****, and three outgroup taxa,** ***Adenomera marmorata*****,** ***Lithodytes lineatus*** **and** ***Physalaemus pustulosus*****. New osteological and myological data are provided for** ***Leptodactylus diedrus*** **and** ***Leptodactylus riveroi*****, and the advertisement call of** ***L. diedrus*** **is described and figured for the first time. Cladistic analyses of the data set yield support, but not completely convincingly so, for a sister-group relationship of** ***Leptodactylus diedrus*** **with** ***Vanzolinius discodactylus*****. Additional studies are required to test the robustness of this hypothesis, as well as resolve encountered problems of paraphyly of both the genus** ***Leptodactylus*** **and previously defined species groups within it.**

INTRODUCTION

The recently described frog species *Leptodactylus diedrus* Heyer, 1994 was included as a member of the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex within the *Leptodactylus melanonotus* species group. However, two features of external morphology of *L. diedrus* distinguish it from other members of the *L. melanonotus* species group: complete absence of dorsolateral folds and toe tips expanded into small disks, with the largest disks having a single dorsal longitudinal groove. The monotypic genus *Vanzolinius* also lacks dorsolateral folds and the toe tips are expanded into small disks, with 1-5 longitudinal dorsal grooves (HEYER, 1997). The primary purpose of this paper is to evaluate whether *L. diedrus* is a *Leptodactylus* or *Vanzolinius*.

The original descriptions of *Leptodactylus riveroi* Heyer and Pyburn, 1983 and *Leptodactylus silvanimbus* McCranie, Wilson, & Porras, 1980 could not associate these species with

the species groups previously defined by HEYER (1969). Recent evidence indicates that *L. silvanimbus* is a member of the *L. melanonotus* species group (HEYER et al., 1996). A secondary purpose of this paper is to evaluate the relationships of *L. riveroi* and *L. silvanimbus* to the other species groups of *Leptodactylus* through analysis of morphological and behavioral characters.

Finally, this paper includes new information on myological and osteological characters for *L. diedrus*, *L. riveroi* and *L. silvanimbus* and describes for the first time the advertisement call of *L. diedrus*.

MATERIALS AND METHODS

CHOICE OF TAXA

As the relationships of key species are the focus of this study, individual species are used as the operational taxonomic units (OTUs) for analysis. In addition to the focal species *Leptodactylus diedrus*, *L. riveroi*, *L. silvanimbus* and *Vanzolinius discodactylus*, representatives of the four species groups of *Leptodactylus* are included: *Leptodactylus bufonius* and *Leptodactylus fuscus* (members of the *Leptodactylus fuscus* species group); *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus insularum*[1] (members of the *Leptodactylus ocellatus* species group); *Leptodactylus leptodactyloides* and *Leptodactylus melanonotus* (members of the *Leptodactylus melanonotus* species group); and *Leptodactylus pentadactylus*[2] (member of the *Leptodactylus pentadactylus* species group).

Representatives of the most closely related genera to *Leptodactylus* (LYNCH, 1971; HEYER, 1974, 1975) were initially included as outgroup taxa: *Adenomera marmorata* and *Lithodytes lineatus*. Preliminary analyses using these two taxa as outgroups indicated that they often appeared within *Leptodactylus* on the cladograms and neither consistently performed as an effective outgroup taxon. Consequently, a third outgroup taxon was included in the analysis: *Physalaemus pustulosus*.

CHOICE OF CHARACTERS

The characters used in a similar previous study (HEYER, 1974) were screened to determine whether they demonstrated variation among the taxa included in this study. Those characters derive from external morphology of adults, adult jaw, hyoid, and thigh musculature, adult osteology, and external larval morphology. In addition to that suite of characters, other larval, osteological, and advertisement call features are examined herein.

1. Jesús MANZANILLA (personal communication) has a study in progress with Enrique LA MARCA and Abraham MIJARES demonstrating that two members of the *Leptodactylus bolivianus* complex occur in Venezuela. The available names suggest that *L. bolivianus* and *L. insularum* are appropriate to apply to these two species. All of the data for *L. insularum* reported on in this paper are based on specimens from Costa Rica and Panama.
2. There are two species currently embraced in *Leptodactylus pentadactylus* (Ulisses GALATTI, personal communication). All of the data for *L. pentadactylus* reported in this paper are based on the taxon from Costa Rica and Panama.

CHOICE OF ANALYTIC PROCEDURES

There are no strong internal arguments from the data to treat the characters with three or more states as ordered or unordered. Either option carries with it assumptions about the evolution of character state change (SWOFFORD, 1993). Rather than make an a priori choice, the data set is analyzed in two ways: (1) as completely unordered states, and (2) with as many ordered characters as reasonable. Morphoclines are used to order character states. Ordered character states are analyzed as unpolarized.

The data matrix analyzed was created in MacClade (MADDISON & MADDISON, 1992); trees were generated and evaluated with PAUP version 3.1.1 (SWOFFORD, 1993). Specific options are indicated as appropriate in association with the results.

SPECIMENS EXAMINED

The specimens supplementing those examined previously (HEYER, 1974: 4-5, tab. 1, 1994, 1997; WASSERSUG & HEYER, 1988) are listed in app. 1.

ANALYSIS OF CHARACTERS

The character state descriptions are the same as those used previously (HEYER, 1974, although the character numbering is different), unless otherwise indicated.

ADULT MORPHOLOGY

Character 1. Vocal sac

State 0: vocal sac absent. State 1: no vocal sac visible externally, present internally. State 2: indications of lateral vocal folds. State 3: well developed paired lateral vocal sacs. State 4: well developed, large, single vocal sac.

The greatest difficulty assigning the taxa of this study to these states is whether certain species have state 1 or 2. Some individuals of *Adenomera marmorata*, *Vanzolinius discodactylus*, *Leptodactylus diedrus*, *L. leptodactyloides* and *L. melanonotus* appear to have either state 1 or 2. However, most individuals demonstrate either one state or the other and in those cases, the commoner condition is used. Only for *L. diedrus* and *L. leptodactyloides* are both states about equally represented.

When used as ordered states, the order is 4-0-1-2-3.

Character 2. Tympanum visibility

State 0: tympanum well developed, easily seen externally. State 1: tympanum partially concealed, but still visible externally.

Character 3. Male thumb

State 0: thumb without modifications. State 1: thumb with one horny spine (state 2 of HEYER, 1974, in part). State 2: thumb with two horny spines (state 2 of HEYER, 1974, in part). State 3: thumb with pair of nuptial pads.

When used as ordered states, the order is 3-0-1-2.

Character 4. Dorsolateral folds

This character was included in character 5 of HEYER (1974); however, as much of the variation observed in the taxa of this study were subsumed in only two states, new state characterizations are defined for this study.

State 0: no dorsolateral folds. State 1: one short pair. State 2: one well-developed pair. State 3: three to five well developed pairs.

When used as ordered states, the order is 0-1-2-3.

Character 5. Toe disks

The state characterizations used previously (HEYER, 1974, character 6) do not adequately encompass the variation found in the taxa being analyzed and are not followed here.

State 0: toe tips narrow. State 1: toe tips noticeably expanded without any dorsal modification. State 2: toe tips expanded, usually in form of small disks with a single dorsal groove in larger disks. State 3: toe tips with small disks, dorsal surfaces with 2-5 grooves (rarely 1). State 4: toe tips disked with a pair of dorsal scutes.

When used as ordered states, the morphocline 0-1-2-3 is used with state 4 additionally linked to state 1.

Character 6. Tarsal decoration

State 0: tarsal fold. State 1: tarsal tubercle.

Character 7. Toe webbing

This is equivalent to character 9 of HEYER (1974) in part.

State 0: toes without web or fringes. State 1: toes with weak basal fringes and webbing. State 2: toes with fringes extending length of toes except for tips. State 3: females with weakly developed lateral toe fringes and males either with ridges or weakly developed fringes (see HEYER et al., 1996).

When used as ordered states, the order is 0-1-2-3.

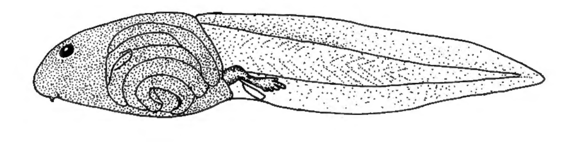




Fig 1. – Semi-diagrammatic representation of lateral view and oral disk of stage 37 specimen from KU 121362, reported in the literature as *Vanzolinius discodactylus.* Upper line scale is 5 mm, lower 1 mm.

LARVAL CHARACTERS

The larvae described as *Vanzolinius discodactylus* from Ecuador, Pastaza, Mera, by DUELLMAN (1978) may or may not be *V. discodactylus* larvae (HEYER, 1997). The larval character states used in this analysis are from the Mera specimens. Because there is reasonable doubt regarding the identification, phylogenetic analyses are performed both with the data from these specimens and with larval data treated as missing for *V. discodactylus*. Although DUELLMAN (1978) described the larvae in question, they have never been figured. To enhance the interpretations made in this paper, larval figures are presented (fig. 1).

Larval data that supplement those reported in HEYER (1974) are from: HEYER et al., (1990) for *Adenomera marmorata*; LAMAR & WILD (1995) for *Lithodytes lineatus*; LIMA (1992) for *Leptodactylus riveroi*; MCCRANIE et al. (1986) for *Leptodactylus silvanimbus*; SCHLÜTER & REGÖS (1996) for *Lithodytes lineatus*; and WASSERSUG & HEYER (1988) for *Adenomera marmorata*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. fuscus*, *L. pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus*.

Character 8. Larval tongue papillae

Wassersug & Heyer (1988) reported that *Adenomera marmorata* had 2 pustules, *Leptodactylus chaquensis* and *L. pentadactylus* 3 papillae, and *L. fuscus* and *Physalaemus pustulosus* 4 tongue papillae. The following represent new observations: *Leptodactylus riveroi* has one simple papilla; *Leptodactylus silvanimbus* has 1 bifid papilla; *Leptodactylus leptodactyloides* and *Vanzolinius discodactylus* have 1 papilla with a broadened fan tip; *Leptodactylus insularum* and *L. melanonotus* have 2 pustules; and *Leptodactylus bufonius* has 4 papillae. It is unclear whether the simple, bifid, and broadened fan tip conditions of larvae having a single papilla should be considered as 1, 2, or 3 distinct character states. Given that uncertainty, a single character state is used in this study (surveying more individuals and taxa in future studies should clarify the situation). All three taxa with 2 papillae in this data set have pustules, rather than elongate papillae. While the coding is unambiguous for this particular study, future comparisons in larger data sets may have to distinguish pustular and papillate states.

State 0: one tongue papilla. State 1: two pustules. State 2: three papillae. State 3: four papillae.

When used as ordered states, the order is 0-1-2-3.

Character 9. Larval labial denticle rows

The variation used previously (Heyer, 1974, character 11) is at a coarse scale; those state definitions are not followed here.

State 0: no labial denticle rows (formula 0/0). State 1: apparent ontogenetic development of larval denticle rows from Gosner stages 26-42 of denticle formulae 0/0 to 2(2)/3(1); this pattern is unusual and likely represents a distinct evolutionary trajectory within the study set of taxa. State 2: labial row A-2 continuous, row P-1 interrupted; formula 2/3(l). State 3: labial row A-2 continuous, row P-1 continuous; formula 2/3. State 4: labial row A-2 interrupted, row P-1 interrupted; formula 2(2)/3(1). State 5: labial row A-2 interrupted, row P-1 continuous; formula 2(2)/3.

Only *Leptodactylus leptodactyloides* shows variation among these states (formula 2[2]/3).

There is no obvious morphocline among the states and it seems reasonable to assume that any given state could be derived from any other state. This character is therefore always treated as unordered.

Character 10. Larval vent

State 0: median. State 1: dextral.

Character 11. Larval pattern

State 0: lacking melanophores (red in life). State 1: uniform, light. State 2: uniform, dark. State 3: mottled.

This character is always treated as unordered.

Character 12. Larval ecomorph

This character follows the definitions of ALTIG & JOHNSTON (1989).

State 0: lentic nektonic. State 1: lentic facultative carnivore. State 2: endotrophic nidicolous.

There is no obvious ordering pattern among the states, which are always treated as unordered.

LARVAL SCHOOLING AND FEMALE ATTENDANCE

While these behavioral characters likely contain phylogenetic information, the data are known for too few taxa at this time to analyze. More sustained observations are needed for most taxa. For the taxa of this data set, both larval schooling and female attendance have been documented for *Leptodactylus insularum* (WELLS & BARD, 1988, as *Leptodactylus bolivianus*), and *L. leptodactyloides* (COCROFT & MORALES in DOWNIE, 1996). Larval aggregations, but apparently without female attendance, are known for *Leptodactylus riveroi* (LIMA, 1992) and *Leptodactylus silvanimbus* (HEYER et al., 1996).

EGG CHARACTERS

Character 13. Egg pigment

State 0: eggs with melanin. State 1: eggs lacking melanin.

Character 14. Egg deposition

State 0: eggs deposited in a foam nest on top of the water. State 1: eggs deposited in a foam nest away from the water; documentation of this state is from LAMAR & WILD (1995) for *Lithodytes lineatus* and RODRIGUEZ & DUELLMAN (1994) for *Vanzolinius discodactylus.*

ADULT MUSCULATURE: JAW MUSCLES

All taxa lack the adductor mandibulae externus superficialis and have the adductor mandibulae posterior subexternus muscle (s only condition of STARRETT, 1968).

Character 15. Depressor mandibulae muscle

State 0: bulk of muscle arises from squamosal, a small slip from the dorsal fascia, and a few fibers from the annulus tympanicus (dfSQat condition of STARRETT, 1968). State 1: bulk of muscle arises from dorsal fascia, a small slip from the squamosal, and attachment by a few

fibers to the annulus tympanicus may or may not be present (DFsq, DFsqat conditions of Starrett, 1968).

The conditions of the species examined for this study which were previously unreported are: DFsq in *Leptodactylus diedrus* and *L. riveroi*; DFsqat in *Leptodactylus leptodactyloides* and *L. silvanimbus*.

Adult musculature: hyoid muscles

Character 16. Geniohyoideus medialis muscle

State 0: muscle continuous medially, dividing posteriorly where the posteromedial processes of the hyoid articulate with the body of the hyoid; the hyoglossus muscle is completely covered ventrally by the geniohyoideus medialis. State 1: muscle divided ventrally, exposing hyoglossus; posterior half of muscle covered ventrally by sternohyoideus.

Character 17. Geniohyoideus lateralis muscle

State 0: no attachment of muscle to hyale. State 1: muscle attached to hyale, indicated by lateral flaring of the muscle. State 2: distinct slip of geniohyoideus lateralis attaches to hyale anterolaterally.

The male examined of *Leptodactylus diedrus* has state 1, the female state 0.

When used as ordered states, the order is 0-1-2.

Character 18. Anterior petrohyoideus muscle

State 0: muscle inserts entirely on edge of the hyoid apparatus. State 1: muscle inserts entirely on the ventral surface of the hyoid body.

Character 19. Sternohyoideus muscle origin

State 0: single medial slip originates from meso- and xiphisterna. State 1: medial slip divides into two slips, one originating from anterior portion of the mesosternum, another from the posterior meso- and/or xiphisternum.

Character 20. Sternohyoideus muscle insertion

State 0: muscle inserts in narrow band near the lateral edges of the hyoid. State 1: some fibers insert near the lateral edges of the hyoid and some insert near midline of hyoid posteriorly. State 2: muscle inserts in a narrow band with fibers attached near midline posteriorly.

When used as ordered states, the order is 0-1-2.

Character 21. Omohyoideus muscle

State 0: muscle inserts partly on hyoid plate and partly on fascia between the posterolateral and posteromedial processes of the hyoid. State 1: muscle inserts entirely on hyoid plate ventrally. State 2: muscle absent.

This character is always treated as unordered.

ADULT MUSCULATURE: THIGH MUSCLES

Complex of distal thigh muscle tendons

Variation is minimal with intraspecific variation as great as interspecific variation in the data set. The data are not included for analysis. New dissection data indicate that *Leptodactylus diedrus*, *L. riveroi* and *L. silvanimbus* have state 0 of character 22 and *Leptodactylus leptodactyloides* has state 1 of character 22 as defined by HEYER (1974: 15).

Character 22 Iliacus externus muscle

State 0: muscle short, extending less than half the distance anteriorly on the iliac bone from where the leg muscles join the iliac to the anterior extremity of the iliac (short state of LIMESES, 1964: fig. 2). State 1: muscle long, extending from three quarters to full length of iliac (long B state of LIMESES, 1964: fig. 2).

Tensor fasciae latae

All taxa of the data set have state C-2 as defined by LIMESES (1964: fig. 4).

Character 23. Semitendinosus muscle

State 0: interior (with respect to femur) and exterior portions of the semitendinosus unite in a common tendon distally. State 1: exterior portion is well developed, but smaller than interior portion and attaches by a tendon to the interior portion.

Character 24. Sartorius muscle

State 0: muscle very narrow (not quite as narrow as fig. 6A of LIMESES, 1964, but much narrower than her fig. 6B). State 1: muscle moderate (narrow type of LIMESES, 1964: fig. 6B). State 2. intermediate condition between states 1 and 3. State 3: muscle broad (wide type of LIMESES, 1964).

When used as ordered states, the order is 0-1-2-3.

Character 25. Accessory head of adductor magnus muscle

State 0: no distinct tendon of accessory head. State 1: accessory head absent.

Adductor longus muscle

All taxa of the data set have state 0 of character 29 defined by HEYER (1974. 18).

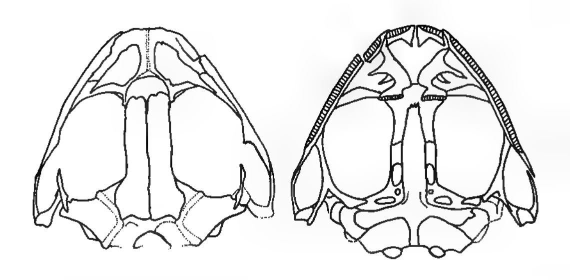


Fig. 2 – Dorsal and ventral views of skull of *Leptodactylus diedrus*, AMNH 115721. Scale line: 5 mm Drawn from cleared and stained specimen Only features clear in perspective are indicated by solid line; some features are obscured by partially cleared muscle masses. Dentigerous areas indicated by hatching. Note that right maxilla and left pterygoid bones are broken.

Adult osteology

The previously undescribed skulls of *Leptodactylus diedrus* (fig 2) and *Leptodactylus riveroi* (fig. 3) are representative of the features described below.

Median contact of vomers

Only *Leptodactylus bufonius* within the data set exhibits median contact of vomers. All other taxa have vomers separated medially. The character is not analyzed further.

Character 26. Posterolateral projection of frontoparietal

State 0: no or minimal projection, such as a bump or swelling (fig. 2). State 1: distinct, but relatively short posterolateral projection (fig. 3).

Character 27. Anterior articulation or overlap of vomers

State 0: anterior process of vomer does not articulate or overlap premaxilla or maxilla. State 1: anterior process of vomer articulates or overlaps premaxilla or maxilla.

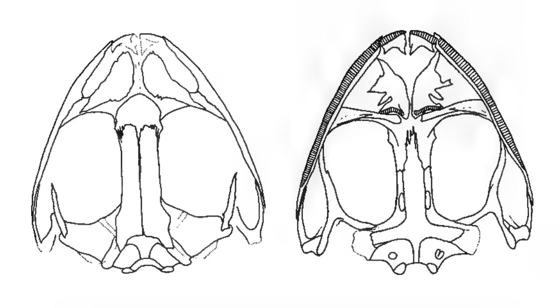


FIG. 3 – Dorsal and ventral views of skull of *Leptodactylus riveroi*, MZUSP 60101. Scale line 5 mm Drawn from cleared and stained specimen. Only features clear in perspective are indicated by solid lines; some features are obscured by partially cleared muscle masses. Dentigerous areas indicated by hatching.

Character 28. Sphenethmoid and optic foramen relationship

State 0: posterior extent of sphenethmoid widely separated from optic foramen. State 1: posterior extent of sphenethmoid closely approximates optic foramen. State 2. posterior extent of sphenethmoid borders foramen.

When used as ordered states, the order is 0-1-2.

Character 29 Anterior extent of sphenethmoid

State 0: sphenethmoid anterior extent no more than to middle of vomerine bones. State 1: sphenethmoid anterior extent beyond middle of vomerine bones.

Character 30. Pterygoid and parasphenoid overlap

State 0: no overlap in an anterior-posterior plane. State 1· elements overlap but are not in contact. State 2: pterygoid and parasphenoid overlap and are in contact.

When used as ordered states, the order is 0-1-2.

Character 31. Alary process of hyoid

State 0: alary process narrow, usually stalked. State 1. alary process broad and winglike.

Character 32. Sacral diapophyses

State 0: sacral diapophyses expanded. State 1: sacral diapophyses rounded.

Character 33. Terminal phalanges

State 0: simple or knobbed, single or slightly bifurcate. State 1: T-shaped, expanded.

Advertisement calls

Data are derived from the following sources: Barrio (1966) for *Leptodactylus chaquensis*; Drewry et al. (1982) for *Physalaemus pustulosus*; Heyer (1978) for *Leptodactylus bufonius* and *L. fuscus*, Heyer (1979) for *Leptodactylus pentadactylus* (Middle American calls only); Heyer (1994) for *Leptodactylus leptodactyloides*; Heyer (1997) for *Vanzolinius discodactylus*; Heyer et al. (1996) for *Leptodactylus melanonotus* and *L. silvanimbus*; Heyer & Pyburn (1983) for *Leptodactylus riveroi*; Heyer et al. (1990) for *Adenomera marmorata*, Marquez et al. (1995) for *Lithodytes lineatus*; and Straughan & Heyer (1976) for *Leptodactylus insularum* (as *L. bolivianus*) and *L. melanonotus*.

The advertisement call of *Leptodactylus diedrus* (fig. 4) has the following characteristics: call rate 0.7 calls per s (40.8 per min) (based on recording length of 175 s; rest of data based on analysis of 20 individual calls); call duration 0.18-0.30 s ($x = 0.23$) (end of call difficult to determine precisely); calls of single pulsed notes, 2-6 major pulses per note ($x = 3.6$), 6-12 total major and partial pulses per note ($x = 9.0$); call frequency modulated, frequency rising through call; harmonics well developed, particularly second; broadcast (i.e., fundamental) frequency range 490-1170 Hz (modal values 510-1100 Hz), peak broadcast frequency 780-860 Hz (modal value 860 Hz), frequency range of second harmonic 1160-2080 Hz (modal values 1260-[no clear modal value, 1880, 1960, 2000, 2010, 2080 Hz with equal low numbers of occurrences]), peak frequency of second harmonic 1640-1810 Hz (modal value 1720 Hz).

Character 34 Notes per call

State 0: one note per call. State 1: multiple notes per call.

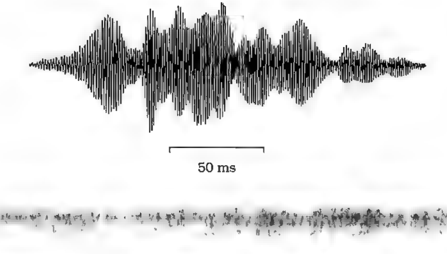
Both *Leptodactylus chaquensis* and *L. leptodactyloides* are known to have two call types. There is one note per call in both call types for both species.

Character 35. Pulse structure

State 0: call consists of a note of a single pulse. State 1: each note with 2 consistent, well-defined pulses. State 2. each note with 2-5 strong pulses, one or more of the strong pulses partially pulsed. State 3. each note of more than 6 pulses. State 4. entire note partially pulsed.

Leptodactylus pentadactylus from Middle America have calls demonstrating both states 0 and 4

When used as ordered states, the morphocline 0-1-2-3 was used with state 4 treated as unordered. A stepmatrix was used to enter the ordering information.



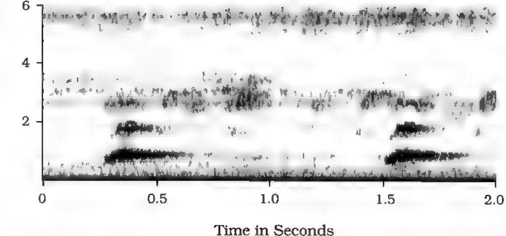


Fig. 4. Advertisement call of *Leptodactylus diedrus* Wave form of first call represented in the audiospectrogram. Audiospectrogram unfiltered, wave form filtered around 290-2300 Hz USNM Tape 255, Cut 1 Brazil, Amazonas, Altamira Recorded 17 November 1991, 16.00 h, 80°F, by Claude GASCON from a pot-hole filled pond in the forest. Voucher specimen INPA 5020.

Character 36. Frequency modulation

State 0: no or negligible frequency modulation (not readily discernible by human ear). State 1: rising frequency modulation, extremely sharp (rise in frequency so fast not readily discernible to human ear), with or without a slight drop in frequency at end of call. State 2: rising frequency modulation, moderate (rising whistle to human ear), with or without slight drop in frequency at end of call. State 3: rising and falling frequencies throughout call. State 4: falling frequencies throughout call.

This character is always treated as unordered, as it seems most likely that any given state could be derived from any other state.

Character 37. Call duration

State 0: very short calls, < 0.1 s duration. State 1: moderately short calls, 0.1-0 2 s duration. State 2: moderate length calls, 0.2-0.5 s duration. State 3: long calls, > 0.5 s duration.

The described call lengths of *Leptodactylus insularum* are 0.07 s for a Costa Rican sample and 0.10 s for a Panamanian sample; the species is coded as state 0 for analytic purposes. The call duration of *Leptodactylus diedrus* exactly straddles the durations of states 1 and 2 and is considered polymorphic for this character. *Leptodactylus chaquensis* has two types of advertisement calls reported, one type falling into state 1, the other into state 3.

When used as ordered states, the order is 0-1-2-3.

Character 38. Harmonic structure

State 0: no (or weak) harmonic structure. State 1: distinct harmonic structure.

Leptodactylus chaquensis and *L. leptodactyloides* have two call types; one call type of each species has a harmonic structure, the other lacks harmonic structure. The calls of *Leptodactylus insularum* reported from Costa Rica lack harmonic structure, those reported from Panama have harmonic structure.

Multiple advertisement calls

Some species of *Leptodactylus* have a distinct call given initially or two call types given sporadically throughout a calling bout. Other species have a single advertisement call. Unfortunately, this character is unknown for many of the taxa in this data set, so it is not included in the phylogenetic analysis. A single advertisement call is documented for *Leptodactylus fuscus* and *L. pentadactylus*. Multiple advertisement calls are documented for *Leptodactylus chaquensis*, *L. leptodactyloides*, *L. melanonotus* and *L. silvanimbus*.

Characterization of robustness of data

In order to evaluate the robustness of the ordered and partially ordered data sets, data were used for all 14 taxa and 38 characters. The character states for *Vanzolinius discodactylus* are those for the presumed larvae (tab. 1). *Physalaemus pustulosus* was used as the outgroup taxon to root the tree. The default options were used for the branch-and-bound search procedure. As multiple states are not allowed (in PAUP) for ordered characters, the first character states in the matrix (tab. 1-3) were used for multiple states of characters 1 and 35 for the analyses using partially ordered data.

The search using the entirely unordered data set yielded 194 most parsimonious trees of a length of 122. The search using the partially ordered data set yielded a single shortest tree of a length of 138.

Three tree statistics have been proposed that allow evaluation of the data in terms of phylogenetic signal: (1) the Consistency Index (CI); (2) the Permutation Tail-Probabilities

Tab. 1 - Standard data matrix used in parsimony phylogenetic analyses. Characters of adult morphology (1-7), larval characters (8-12) and egg characters (13-14).

Taxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Leptodactylus bufonius	3	0	0	0	0	0	0	3	4	0	3	0	1	1
Leptodactylus fuscus	3	0	0	3	0	0	0	3	4	0	3	0	1	1
Leptodactylus leptodactyloides	1,2	0	2	1	1	0	2	0	3,5	0	2	0	0	0
Leptodactylus melanonotus	1	0	2	0	0	0	2	1	5	0	2	0	0	0
Leptodactylus chaquensis	2	0	2	3	0	0	2	2	2	0	2	0	0	0
Leptodactylus insularum	1	0	2	2	0	0	2	1	3	0	2	0	0	0
Leptodactylus pentadactylus	1	0	1	2	0	0	0	2	4	0	3	1	0	0
Leptodactylus diedrus	1,2	0	2	0	2	0	2	?	?	?	?	?	1	?
Leptodactylus riveroi	0	0	2	2	0	0	2	0	4	0	2	0	?	?
Leptodactylus silvanimbus	1	0	2	0	0	0	3	0	5	0	2	0	0	?
Adenomera marmorata	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1
Lithodytes lineatus	1	0	0	2	4	0	0	?	1	0	0	0	1	1
Vanzolinius discodactylus	1	0	0	0	3	0	2	0	5	0	2	0	1	0
Physalaemus pustulosus	4	1	3	0	0	1	1	3	5	1	3	0	1	0

Tab. 2 - Standard data matrix used in parsimony phylogenetic analyses. Characters of adult musculature: jaw muscles (15), hyoid muscles (16-21) and thigh muscles (22-25).

Taxon	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Leptodactylus bufonius	1	0	2	0	0	0	0	1	0	3	0
Leptodactylus fuscus	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1,3	0
Leptodactylus leptodactyloides	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus melanonotus	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus chaquensis	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus insularum	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus pentadactylus	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
Leptodactylus diedrus	1	0	0,1	0	0	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus riveroi	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Leptodactylus silvanimbus	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1
Adenomera marmorata	1	1	2	0	0	2	1	1	0	1	0
Lithodytes lineatus	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
Vanzolinius discodactylus	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Physalaemus pustulosus	0	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0

Tab. 3 - Standard data matrix used in parsimony phylogenetic analyses. Characters of adults osteology (26-33) and of advertisement calls (34-38)

Taxon	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Leptodactylus bufonius	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0
Leptodactylus fuscus	0	0	2	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0
Leptodactylus leptodactyloides	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0,1
Leptodactylus melanonotus	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
Leptodactylus chaquensis	1	0	0	0	2	0	1	0	0	3	0,3	1,3	0,1
Leptodactylus insularum	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0,1
Leptodactylus pentadactylus	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0,4	2	2	0
Leptodactylus diedrus	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	2	1,2	1
Leptodactylus riveroi	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	3	3	0
Leptodactylus silvanimbus	0	0	0	0	1	0	1	0	0	4	0	1	1
Adenomera marmorata	0	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0
Lithodytes lineatus	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
Vanzolinius discodactylus	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	1	0
Physalaemus pustulosus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3	4	2	1

(PTP) test; and (3) skewness of tree-length distributions. Hillis (1991) suggested that the g_1 statistic provided an appropriate means of characterizing skewness of tree-length distributions to determine the amount of phylogenetic signal contained in the underlying data. He calculated critical values for g_1 statistics of tree-length distributions for six, seven, and eight taxa. Those critical values do not apply for different numbers of taxa. One approach to using the results published by Hillis (1991) would be to use multiple subsamples of 8 taxa from the total of 14 taxa used in this study. As a sample of 8 taxa would only account for 57 % of the taxa, the skewness properties are not analyzed herein.

Sanderson & Donoghue (1989) demonstrated that CI is correlated with number of taxa, but not number of characters beyond a minimum number. They provided a formula based on analyses of 60 data sets that gives an expected CI for comparative purposes based on number of taxa (valid for a range between about 5 and 60 taxa). The expected CI for 14 taxa is 0.63. The CI excluding uninformative characters for the 194 most parsimonious trees of the unordered data set is 0.60; for the single most parsimonious tree of the partially ordered data set, 0.52. The two data sets have a bit more homoplasy than predicted solely by the number of taxa.

The PTP test (run on PAUP* test version 4.0 with 100 replicates) evaluates the most parsimonious trees produced from a data matrix against randomized data having the same structure as the data matrix being evaluated (Faith & Cranston, 1991). The data matrix (tab. 1-3) differs significantly from random data at the $P = 0.01$ level for both the entirely unordered and partially ordered data sets.

These results indicate that the unordered and partially ordered data sets do contain phylogenetic information, but exactly how strong the phylogenetic signal is within each is not known.

RELATIONSHIPS OF *LEPTODACTYLUS DIEDRUS*

The strict consensus tree for the 194 most parsimonious trees of the unordered character state data set is entirely unresolved. As expected, applying some structure to the data set by ordering some characters yields more resolved most parsimonious cladograms. This greater resolution may or may not correlate with increased phylogenetic signal; for purposes of the rest of the discussion, the assumption is made that the partially ordered data set enhances the phylogenetic signal contained in the data. Further discussion is limited to partially ordered data sets.

The single most parsimonious tree resulting from the partially ordered data matrix indicates that *Leptodactylus diedrus* and *Vanzolinius discodactylus* share a sister-group relationship, nested within other species of *Leptodactylus* (fig. 5). The bootstrap 50 % majority-rule consensus tree for these data is mostly unresolved, with only two clades having any support: the trichotomy *Adenomera marmorata – Leptodactylus bufonius - Leptodactylus fuscus* with bootstrap support of 52 % and *Leptodactylus diedrus – Vanzolinius discodactylus* with bootstrap support of 68 %.

The same cladogram (fig. 5) indicates that *Leptodactylus* is paraphyletic, with *Adenomera marmorata* occurring within rather than outside of *Leptodactylus* lineages. In order to focus on the relationships of *Leptodactylus diedrus*, further analyses use *Physalaemus pustulosus* as the outgroup taxon for tree-rooting purposes and *Adenomera marmorata* and *Lithodytes lineatus* are deleted. The analysis based on 12 taxa (fig. 6a) results in only one major change among the relationships of *Leptodactylus* and *Vanzolinius* species: the position of *Leptodactylus pentadactylus* switches from being a member of the clade of all other species of *Leptodactylus* and *Vanzolinius* except for the species *Leptodactylus bufonius* and *L. fuscus*, to forming a clade with those latter two species. The single most parsimonious tree has a length of 114 with a CI excluding uninformative characters of 0.57. The bootstrap results indicate that there is support for more lineage structure (fig. 6b) than when data are included for *A. marmorata* and *L. lineatus*.

There are an additional 15 trees of a length of 115 using the 12-taxon partially ordered data matrix. The strict consensus tree of the 114 and 115 length trees, as well as the bootstrap 50 % majority-rule consensus tree are identical in structure to fig 6b. The bootstrap support values for the 114 and 115 length trees are almost identical to those of fig. 6b, with 71 % for the *Leptodactylus diedrus – Vanzolinius discodactylus* clade.

As indicated previously, the larval information for *Vanzolinius discodactylus* as used in the matrix (tab. 1) may be correct or not. In order to determine whether larval information for *V. discodactylus* impacts the relationships between it and *L. diedrus*, two additional analyses were run on the partially ordered matrix. In both cases, *Physalaemus pustulosus* was used as the outgroup and the default options for the branch-and-bound search were followed. In the

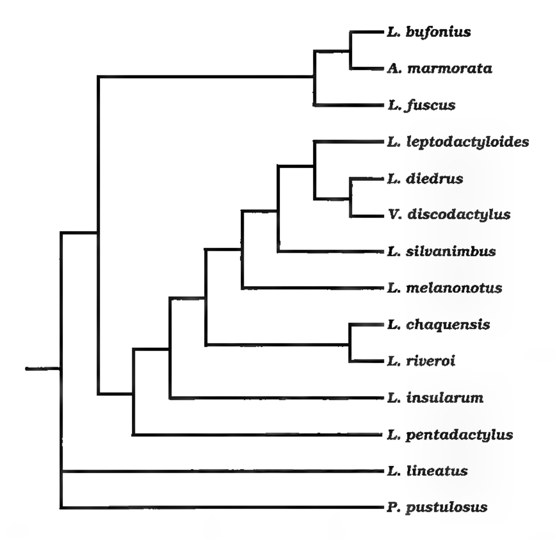


Fig. 5. – Single most parsimonious tree using the partially ordered state data matrix (tab. 1-3), *Physalaemus pustulosus* used as outgroup taxon.

first analysis, the larval states for *V. discodactylus* were treated as unknown. A single most parsimonious tree of a length of 114 resulted, identical in structure to that using the larval states as in tab. 1 (that is, the tree is identical to that of fig. 6a, with slight differences in the retention and rescaled consistency indices). The bootstrap support for the *L. diedrus* – *V. discodactylus* clade is 65 %. In the second analysis, all larval characters (characters 8-12) were deleted. Three most parsimonious trees resulted, of length 99 and CI excluding uninformative characters 0.56. The strict consensus tree has a different structure, with the clade *L. diedrus* – *V. discodactylus* forming a basal trichotomy with the outgroup taxon, *Physalaemus pustulosus*, and the rest of *Leptodactylus* (fig. 7a). The results of the bootstrap 50 % majority-rule consensus tree (fig.7b) are similar to other bootstrap results.

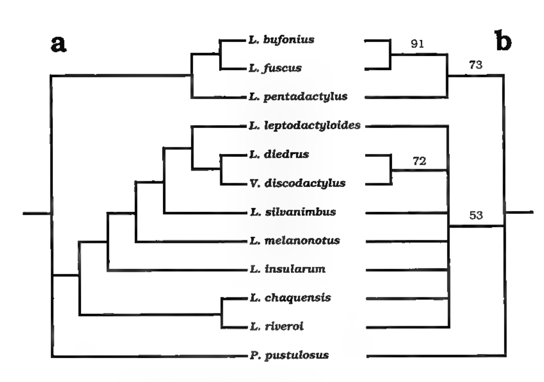


FIG. 6 – (a) Single most parsimonious tree using the partially ordered data set (tab. 1-3), deleting *Adenomera marmorata* and *Lithodytes lineatus*, with *Physalaemus pustulosus* used as outgroup taxon. (b) Bootstrap 50 % majority-rule consensus tree for data set of (a).

Character support for the clade *Leptodactylus diedrus* – *Vanzolinius discodactylus* is moderately strong. For example, in the cladogram of fig. 6a, there are four apomorphic character states that support the clade. Three of these are unique and unreversed states (toe disk, terminal phalanges, advertisement call pulse conditions). The one non-unique state (of egg pigmentation) occurs in a total of three nodes within the tree.

In summary, the results infer a sister-group relationship between *Leptodactylus diedrus* and *Vanzolinius discodactylus*, but the evidence is not 100 % convincing. Of particular concern is the lack of very strong bootstrap support for this relationship.

DISCUSSION

This study raises more questions than it answers:

(1) *Adenomera marmorata* and *Lithodytes lineatus* do not consistently form sister-group relationships to the rest of the *Leptodactylus* species analyzed. Often they form sister-group relationships with certain *Leptodactylus* species, causing paraphyly of *Leptodactylus* as currently understood.

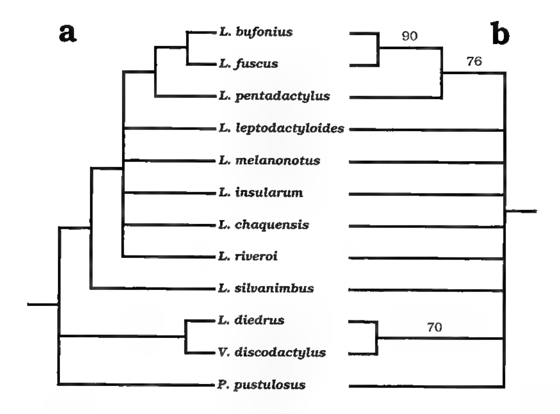


Fig. 7. (a) Strict consensus tree of three most parsimonious trees using the partially ordered data set (tab. 1-3), deleting characters 8-12 and taxa *Adenomera marmorata* and *Lithodytes lineatus*, with *Physalaemus pustulosus* used as outgroup taxon (b) Bootstrap 50 % majority-rule consensus tree for data set of (a).

(2) The results of the phylogenetic analyses using the data matrix of tab. 1-3 do not consistently provide support for the previously defined species groups. For example, in fig. 6a, *Leptodactylus chaquensis* and *L. insularum*, considered to be members of the same species group, do not cluster together. The results (e.g., fig. 6a) do indicate that both *Leptodactylus riveroi* and *L. silvanimbus* show relationships to the previously defined *L. melanonotus* and *L. ocellatus* species groups (Heyer, 1969, 1994), rather than representing basal speciation events within *Leptodactylus*.

(3) There is some support for a sister-group relationship of *Leptodactylus diedrus* and *Vanzolinius discodactylus*, but not overwhelmingly so. The support is certainly not strong enough to make any taxonomic changes based on that purported relationship at this time. Burton (1998) found a synapomorphy in the hand musculature of *Hydrolaetare schmidti* and *Vanzolinius discodactylus*, from which he concluded that *Hydrolaetare* and *Vanzolinius* show a sister-group relationship exclusive of *Leptodactylus* within the family. Burton (1998) did not examine either *L. diedrus* or any member of the previously defined *L. melanonotus* or *L. ocellatus* species groups in his study, however.

In order to answer the questions this study has raised, more taxa need to be evaluated. There are about a half dozen species of *Adenomera* and one species each of *Hydrolaetare* and *Lithodytes* that should be evaluated to determine whether *Leptodactylus* as currently understood is paraphyletic. There are about 60 species of *Leptodactylus*, many of which have relatively complete data available (advertisement calls and larvae known). A study evaluating relationships within *Leptodactylus* should include many more species than were included in this study (species were specifically chosen for this study that embraced the diversity found in the genus).

From a practical perspective, however, the relationships of species within *Leptodactylus* probably will not be completely resolved using the kinds of characters included in this study. While there may be a few more characters that could be added from morphology, behavior, and karyotypes, those additional potential characters will be relatively few compared to the number of additional *Leptodactylus* that should be added to understand their relationships. Thus, the data matrix would likely have more taxa than characters, which while it potentially could reveal much, would preclude complete resolution of the relationships. Using molecular characters in concert with the kinds of characters analyzed in this paper is an obvious approach to a more robust understanding of the relationships involved.

RESUMEN

Leptodactylus diedrus comparte algunas de las características externas del monotípico género *Vanzolinius*. Treinta y ocho caracteres morfológicos y comportamentales fueron analizados para 14 taxa, incluyendo *Vanzolinius discodactylus*, 10 especies de *Leptodactylus* (abarcando los extremos de variación del género), y tres especies utilízadas como grupo hermano, *Adenomera marmorata*, *Lithodytes lineatus* y *Physalaemus pustulosus*. Se reportan nuevas características osteológicas y miológicas para *L. diedrus* y *L. riveroi*. Además se describe e ilustra el canto nupcial de *L. diedrus*. Los análisis cladísticos de los datos obtenidos apoyan, aunque no fuertemente, una relación de grupos hermanos entre *L. diedrus* y *V. discodactylus*. Se necesitan estudios adicionales para verificar la robustez de esta hipótesis, y para resolver los problemas de parafilia del género *Leptodactylus* y los grupos de especies definidos previamente dentro del género.

ACKNOWLEDGMENTS

Drs. Linda FORD (American Museum of Natural History) and P. E. VANZOLINI (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo) gave permission to clear and stain specimens in their care. Steve GOTTE (Biological Resources Division, US Geological Service stationed at the Smithsonian Institution) made the cleared-and-stained preparations of *Leptodactylus diedrus* and *L. riveroi* used in this study. Dr. Kevin DE QUEIROZ (Smithsonian Institution) had his patience tested through my constant asking questions about phylogenetic analyses in general and made numerous specific suggestions throughout this study. He also provided critical reviews of two rather different versions of this manuscript. Dr. Rafael O. DE SÁ (University of Richmond) reviewed the manuscript version leading directly to the present paper and provided the Spanish translation of the abstract. Review editor Dr Ulrich SINSCH and reviewer Dr. John D. LYNCH made important recommendations. The Neotropical Lowlands Research Program, National

Museum of Natural History (Richard P. VARI, Principal Investigator), provided financial support for the research involved in this paper. I very much appreciate the help of all these colleagues and institutions.

LITERATURE CITED

ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F., 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies and habitats. *Herp. Mon.*, **3**: 81-109.

BARRIO, A., 1966 – Divergencia acustica entre el canto nupcial de *Leptodactylus ocellatus* (Linné) y *L. chaquensis* Cei (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, **26**. 275-277.

BURTON, T. C., 1998. – Variation in the hand and superficial throat musculature of neotropical leptodactylid frogs. *Herpetologica*, **54**: 53-72.

DOWNIE, J. R., 1996 A new example of female parental behaviour in *Leptodactylus validus*, a frog of the leptodactylid "*melanonotus*" species group. *Herp. J.*, **6**: 32-34.

DREWRY, G. E., HEYER, W. R. & RAND, A. S., 1982. – A functional analysis of the complex call of the frog *Physalaemus pustulosus*. *Copeia*, **1982**: 636-645.

DUELLMAN, W. E., 1978 – The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. misc. Publ.*, **65**: 1-352.

FAITH, D. P. & CRANSTON, P. S., 1991. – Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics*, **7**: 1-28.

HEYER, W. R., 1969 – The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, **23**: 421-428

----- 1974. – Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contr. Sci. Los Angeles County Mus. nat. Hist.*, **253**. 1-46.

----- 1975 A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contr. Zool.*, **199**: 1-55

----- 1978 – Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Bull.*, **29**: 1-85

----- 1979. Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contr. Zool.*, **301**: 1-43.

----- 1994. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contr. Zool.*, **546**: 1-124.

----- 1997 - Geographic variation in the frog genus *Vanzolinius* (Anura: Leptodactylidae). *Proc. biol. Soc. Washington*, **110**: 338-365.

HEYER, W. R., DE SÁ, R., MCCRANIE, J. R. & WILSON, L. D., 1996. – *Leptodactylus silvanimbus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): natural history notes, advertisement call, and relationships. *Herp. nat. Hist.*, **4** 169-174

HEYER, W. R. & PYBURN, W. F., 1983. – *Leptodactylus riveroi*, a new frog species from Amazonia, South America (Anura: Leptodactylidae). *Proc. biol. Soc. Washington*, **96**: 560-566.

HEYER, W. R., RAND, A. S., CRUZ, C. A. G., PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E., 1990. – Frogs of Boracéia. *Arq. Zool.*, **31**: 231-410.

HILLIS, D. M., 1991. – Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. *In*: M. M. MIYAMOTO & J. CRACRAFT (ed.), *Phylogenetic analysis of DNA sequences*, New York, Oxford University Press: 278-294.

LAMAR, W. W. & WILD, E. R., 1995. – Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with a description of the tadpole. *Herp. nat. Hist.*, **3**. 135-142.

LIMA, A. P., 1992 – The tadpole of *Leptodactylus riveroi* Heyer and Pyburn, 1983 (Anura: Leptodactylidae). *J. Herp.*, **26**. 91-93.

LIMESES, C. E., 1964. – La musculatura del muslo en los Ceratofrínidos y formas afines. Con un análisis crítico sobre la significación de los caracteres miológicos en la sistemática de los anuros superiores. *Univ. Buenos Aires Fac. Ci. exactas nat. Contr. Ci.*, **1**: 188-245.

LYNCH, J. D., 1971. – Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. misc. Publ.*, **53**: 1-238.

MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R., 1992. *MacClade, Version 3 0*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer: i-xi + 1-404.

MÁRQUEZ, R , DE LA RIVA, I. & BOSCH, J., 1995. Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *J. Zool.*, **237**: 313-336.

MCCRANIE, J. R., WILSON, L. D. & WILLIAMS, K. L , 1986 – The tadpole of *Leptodactylus silvanimbus*, with comments on the relationships of the species. *J. Herp.*, **20**: 560-562.

RODRÍGUEZ, L. O. & DUELLMAN, W. E., 1994. – Guide to the frogs of the Iquitos region, Amazonian Peru. *Univ. Kansas nat. Hist. Mus. spec. Publ.*, **22**: 1-80, 12 pl.

SANDERSON, M. J. & DONOGHUE, M. J., 1989. – Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution*, **43**: 1781-1795

SCHLÜTER, A. & REGÖS, J., 1996. The tadpole of *Lithodytes lineatus* – with note on the frogs resistance to leaf-cutting ants (Amphibia: Leptodactylidae) *Stuttgarter Beitr Natur*, (A) (*Biol.*), **536**: 1-4

STARRETT, P H., 1968. *The phylogenetic significance of the jaw musculature in anuran amphibians.* PhD Thesis, University of Michigan: 1-179.

STRAUGHAN, I. R. & HEYER, W R., 1976. – A functional analysis of the mating calls of the Neotropical frog genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae) *Pap. avulsos Zool*, **29**: 221-245.

SWOFFORD, D L , 1993. – *PAUP Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3 1.* Formerly distributed by Champaign, Illinois, Illinois Natural History Survey: i-vi + 1-257.

WASSERSUG, R. J. & HEYER, W. R., 1988. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contr. Zool.*, **457**: 1-99

WELLS, K. D. & BARD, K. M., 1988. – Parental behavior of an aquatic-breeding tropical frog, *Leptodactylus bolivianus*. *J. Herp.*, **22**: 361-364

APPENDIX 1

SPECIMENS EXAMINED FOR THIS STUDY SUPPLEMENTING THOSE EXAMINED PREVIOUSLY (HEYER, 1974, 1994, 1997; WASSERSUG & HEYER, 1988)

Wet metamorphosed specimens: *Adenomera marmorata*, USNM 209077-209120, Estação Biologica de Boracéia, São Paulo, Brazil; *Leptodactylus bufonius*, USNM 319557-319561, 319598-319606, ca. 60 km NE Joaquín V. González, Salta, Argentina; *Leptodactylus chaquensis*, USNM 341260-341274, Filadelfia, Boquerón, Paraguay, and USNM 341275-341283, Parque Nacional Defensores del Chaco, Alto Paraguay, Paraguay, *Leptodactylus diedrus*, AMNH 115705 (female, muscles examined), Estirón, Río Ampiyacu, Peru, and INPA 3591, 3633, 5016, 5020, 5160, 5215, 5228, Altamira, Rio Juruá, Amazonas, Brazil, *Leptodactylus fuscus*, USNM 202456-202490, São Carlos, Rondônia, Brazil, *Leptodactylus insularum*, USNM 227621-227624, Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica; *Leptodactylus leptodactyloides*, USNM 321214 (female, muscles examined), Cocha Cashu Biological Station, Madre de Dios, Peru; *Leptodactylus melanonotus*, USNM 209823-209826, 226409-226410, near Aldama, Tamaulipas, Mexico; *Leptodactylus pentadactylus*, USNM 298079-298080, 347153-347156, Isla Popa, Bocas del Toro, Panama; *Leptodactylus riveroi*, MZUSP 60100, Gaviãosinho, Reserva INPA-WWF, Amazonas, Brazil; *Leptodactylus silvanimbus*, USNM 212048-212050 (paratypes, male 212048 thigh muscles examined), 348631 (female, jaw and throat muscles examined), Belén Gualcho, Ocotepeque, Honduras; *Lithodytes lineatus*, USNM 283881-283915, Sucúa, Morona-Santiago, Ecuador; *Physalaemus pustulosus*, USNM 227670, Rincon de Osa, Puntarenas, Costa Rica (thigh muscles examined).

Wet larval specimens: *Leptodactylus bufonius*, USNM 307186, 54 km NE Joaquín V. González, Salta, Argentina; *Leptodactylus chaquensis*, USNM 302515, Estancia Caiman, Mato Grosso do Sul, Brazil; *Leptodactylus insularum*, USNM 330407, near Cañas, Guanacaste, Costa Rica; *Leptodactylus leptodactyloides*, USNM 313545, Limoncocha, Napo, Ecuador; *Leptodactylus melanonotus*, USNM 330843, near Cañas, Guanacaste, Costa Rica; *Leptodactylus riveroi*, USNM 313505, Reserva Ducke,

Amazonas, Brazil; *Leptodactylus silvanimbus*, USNM 509811, Belén Gualcho, Ocotepeque, Honduras; *Vanzolinius discodactylus*, KU 121361-121362, Mera, Pastaza, Ecuador

Dry skeletons: *Leptodactylus chaquensis*, USNM 29773 (female), Estancia Caiman, Mato Grosso do Sul, Brazil, *Leptodactylus leptodactyloides*, USNM 227606 (male), Limoncocha, Napo, Ecuador; *Leptodactylus pentadactylus*, USNM 297785 (male), Gamboa, Panamá, Panama; *Leptodactylus silvanimbus*, USNM 226386 (male), Belén Gualcho, Ocotepeque, Honduras.

Cleared and stained skeletons (also examined for jaw, throat, and thigh muscles prior to skeletal preparation): *Leptodactylus diedrus*, AMNH 115721 (male), Estirón, Río Ampiyacu, Loreto, Peru; *Leptodactylus riveroi*, MZUSP 60101 (male), Gaviãosinho, Reserva INPA-WWF, Amazonas, Brazil; *Physalaemus pustulosus*, USNM 509952, near Lambeau Crown Trace, St. Paul, Tobago (examined for jaw and throat muscles only).

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.

Alytes, 1998, **16** (1-2): 25-49.

Musculatura de los miembros y de las cinturas en *Bolitoglossa adspersa* (Peters, 1863) (Urodela, Plethodontidae)

Ana Eugenia RESTREPO * & Julio Mario HOYOS ** [1]

* Apartado Aéreo 100025, Santafé de Bogotá, Colombia

** Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Apartado Aéreo 56710, Santafé de Bogotá, Colombia

A description of the forelimb and hindlimb myology of the plethodontid salamander *Bolitoglossa adspersa* (Peters, 1863) is presented. Its myology is compared to that of several species described previously. Differences and similarities are found among *B. adspersa* and the species described elsewhere, basically in reference to the origin and insertion points. A new muscle is described in *B. aspersa*.

INTRODUCCIÓN

Hasta el momento se conocen 17 especies de salamandras pletodóntidas en Colombia, dos de ellas pertencientes al género *Oedipina*, y el resto a *Bolitoglossa* (BRAME & WAKE, 1963; HARDING, 1983), pero es posible que este número sea realmente mayor. Diez de las 17 especies presentes en Colombia son endémicas (HARDING, 1983), pero desafortunadamente se conoce muy poco acerca de ellas. Muy pocos trabajos se han llevado a cabo sobre la biología de *Bolitoglossa adspersa*, entre ellos algunos concernientes a las proteínas sanguíneas (ESCALLÓN, 1976; PEDRAZA, 1983) y los patrones de diversificación genética y morfológica (ESCALLÓN & ROTHAMMER, 1978). Aparte de estos estudios, y algunos otros escasos datos consignados en BRAME & WAKE (1963), prácticamente es nada lo que se sabe de las otras 16 especies colombianas.

Aunque se han realizado trabajos relativamente recientes sobre la locomoción (e.g. EDWARDS, 1976; BENNETT, 1989) y el rendimiento locomotor (FEDER, 1987, SHAFFER et al., 1991; AUSTIN & SHAFFER, 1992) en salamandras, ninguno incluye decripciones detalladas de los músculos de los miembros. Tal vez el estudio más completo sobre la anatomía de urodelos ha sido el realizado por FRANCIS (1934) quien trabajó con la especie *Salamandra salamandra*. Menos completos, aunque también han aportado al conocimiento de la musculatura de los

1. Dirección actual (a donde dirigir la correspondencia): Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, Francia.

miembros en urodelos, son los trabajos hechos por BAIRD (1951) en el género *Pseudoeurycea*, OZETI (1967) en *Mertensiella luschani*, ALBERCH (1981*a-b*) con el género *Bolitoglossa* (sin incluir *B. adspersa*), DAREVSKY & SALOMATINA (1989) en *Paramesotriton deloustali*, y ASHLEY-ROSS (1992) con *Ambystoma tigrinum* y *Dicamptodon tenebrosus*. DUELLMAN & TRUEB (1985) incluyeron una descripción general de la musculatura en urodelos pero en realidad corresponde en su mayoría a la dada por FRANCIS (1934). Ante esta ausencia de datos, nuestro objetivo ha sido presentar una descripción lo más detallada posible de la miología de los miembros anteriores y posteriores, así como de los músculos de las cinturas pectoral y pélvica, en *Bolitoglossa adspersa* (Peters, 1863).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para este trabajo se utilizaron 11 especímenes adultos (5 machos y 6 hembras), los cuales fueron colectados en el Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca, Colombia, a alturas que variaron entre 3000 y 3500 m. De cada ejemplar se tomaron las siguientes medidas: longitud total, anchura de la cabeza, distancia entre la punta del hocico y la cloaca, y longitud de la cola. Las observaciones fueron hechas con un estereoscopio y los dibujos fueron realizados sin ayuda mecánica.

Los músculos fueron observados con la ayuda de la solución de Weigert tal como es propuesta por BOCK & SHEAR (1972) La terminología utilizada es la de FRANCIS (1934) para la musculatura, y la de ALBERCH (1981*a*) para la osteología de manos y pies. Todos los especímenes están almacenados en el Museo de la Pontificia Universidad Javeriana en Bogotá, Colombia, con el número de colección de campo de Julio Mario HOYOS (JMH). La lista del material utilizado es la siguiente: machos, JMH 635, 784, 796, 821, 822; hembras, JMH 170, 280, 672, 677, 819, 820.

ABREVIATURAS

AC, anconaeus coracoideus, AD5, abductor digiti quinti; AE1, abductor et extensor digiti primi; AE1a, abductor et extensor digiti primi accessorius; AHL, anconaeus humeralis lateralis; AHM, anconaeus humeralis medialis; ASM, anconaeus scapularis medialis, CBB, coracobrachialis brevis; CBL, coracobrachialis longus; CF, caudifemoralis; CLMC, caput longum musculorum contrahentium; CM, cucullaris major; Cm, cucullaris minor; CPIT, caudalipuboischiotibialis, DH, dorsohumeralis; DS, dorsalis scapulae; EACR, extensor antibrachii et carpi radialis; EACU, extensor antibrachii et carpi ulnaris, ECT, extensor cruris tibialis, ECTF, extensor cruris et tarsi fibularis; EDB, extensores digitorum breves; EDC, extensor digitorum communis; EI, epaxial intermioseptico; EIT, extensor iliotibialis, ELD4, extensor lateralis digiti quarti, ETT, extensor tarsi tibialis, F, femur; F, fibulare; FACR, flexor antibrachii et carpi radialis; FACU, flexor antibrachii et carpi ulnaris; FAL, flexor accessorius lateralis, FAM, flexor accessorius medialis; FBS, flexores breves superficiales; FF, femorofibularis; FPC, flexor primordialis communis; G, gularis; HAB, humero antibrachialis; I, intermetatarsales; IA, interosseus antibrachii; ICR, interosseus cruris; ILFIB, iliofibularis; ILFEM, iliofemoralis; ILFEMI, iliofemoralis internus, IMC, intermetacarpales, ISC, ischiocaudalis, ISF, ischioflexorius; ISFEM, ischiofemoralis; O, opercularis; P, pectoralis; PCH, procoracohumeralis; PF, pubofemoralis; PIFE, puboischiofemoralis externus; PIFI, puboischiofemoralis internus; PIT, puboischiotibialis; PP, pronator profundus; PT,

pubotibialis; R, radio; RAP, rectus abdominis profundus; RAS, rectus abdominis superficialis; SE, supraescapula ; SC, supracoracoideus; SH, scapulohumeralis; U, ulna.

RESULTADOS

MIEMBRO ANTERIOR

Músculos superficiales del hombro (fig. 1a)

El *musculus dorsohumeralis* (DH) es un músculo cutáneo conformado por una lámina amplia, delgada y plana, triangular, situada en la parte posterior del hombro, sobre el costado lateral del tronco. Tiene su origen en la *fascia dorsalis* del tronco y desde allí sus fibras convergen hacia un mismo punto en la inserción dándole al músculo forma de abanico. Esta inserción se lleva a cabo por medio de un tendón corto sobre el borde anterior de la cabeza del húmero. El *m. dorsalis scapulae* (DS) es delgado, amplio, en forma de abanico, cuyo origen es la superficie dorsolateral de la supraescápula y se inserta sobre la *crista ventralis humeri* en medio de las inserciones de los músculos *dorsohumeralis* y *procoracohumeralis* (PCH, fig. 1b), pero totalmente independiente de éstos. Limita anteriormente con los músculos *cucullaris minor* (Cm) y *cucullaris major* (CM) y posteriormente con el *m. dorsalis scapulae* por el cual está parcialmente recubierto. El *m. cucullaris minor* (Cm) es grueso y de forma triangular. Se origina de la *fascia scapulodorsalis*, con sus fibras convergiendo para insertarse por un tendón delgado sobre el borde anterior de la escápula; esta inserción se encuentra recubierta por el *m. cucullaris major*. El borde proximal del *m cucullaris minor* se encuentra recubriendo la porción anterior del *m. epaxial intermioséptico* (EI), mientras que anteriormente limita con el *m. gularis* (G) al cual cubre parcialmente, y ventralmente con el *m cucullaris major*. Este último (CM) esta conformado por una banda gruesa de fibras que se origina del borde posterior de la cresta del hueso occipito-ótico, y se inserta por medio de una cabeza carnosa en el ángulo que está formado por la escápula y la parte proximal del procoracoides, ventralmente a los músculos *dorsalis scapulae* y *procoracohumeralis* (PCH, fig. 1b) . El recorrido del músculo es diagonal, pasando de un plano dorsal a uno ventral. Limita anteroventralmente con el *m. cephalodorsosubpharyngeus* (no ilustrado) y proximalmente con el *m gularis* que lo recubre parcialmente.

Músculos profundos del hombro (fig. 1b)

El *m. scapulohumeralis* (SH) es pequeño y de forma triangular. Tiene su origen en la cara interna (mesial) de la escápula y la supraescápula, y se inserta en la cara posterior del húmero, entre la cabeza proximal y la *crista ventralis humeri*; se haya recubierto en su totalidad por el *m. dorsohumeralis*. El *m. opercularis* (O) es una banda delgada y larga de fibras que provienen del extremo posterior del hueso occipito-ótico, justo en el borde mesial de la *fenestra vestibuli*. Pasa directamente hacia posterior paralelo a los músculos dorsales del tronco, concretamente al *m. epaxial intermioséptico*, para insertarse luego al borde anterior de la supraescápula; limita proximalmente con el *m. cucullaris major* y está recubierto por el *m. cucullaris minor*.

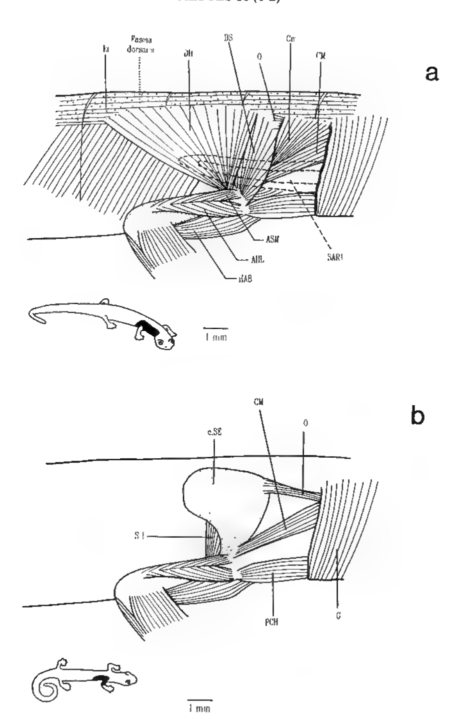


Fig. 1. – (a) Músculos superficiales del hombro (JMH 635). (b) Músculos profundos del hombro. Se han removido los músculos Cm, DS, DH y SAR1 (JMH 635)

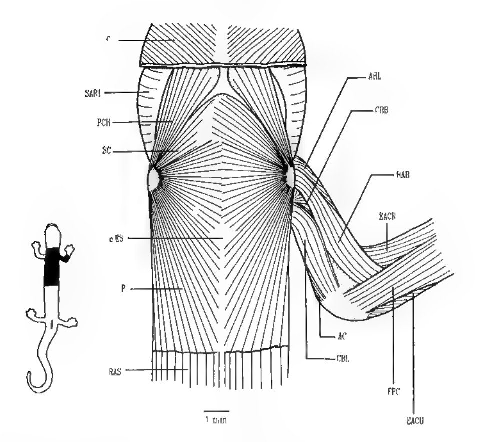


Fig. 2. – Músculos superficiales del pecho y del miembro anterior (JMH 635).

Músculos pectorales (fig. 2)

El *m. procoracohumeralis* (PCH) es largo, en forma de abanico angosto que recubre el cartílago procoracoides. Se origina en el borde subterminal del cartílago procoracoides desde donde sus fibras convergen para insertarse sobre la *crista ventralis humeri* por medio de un tendón corto, exactamente en posición ventral a la del *m. dorsalis scapulae*; limita en su parte posterior con el *m. supracoracoideus* (SC). Este último tiene forma de abanico y se encuentra recubriendo el cartílago coracoides. Sus fibras se originan del interior de la superficie de la placa cartilaginosa, y se inserta en conjunto con el *m. pectoralis* (P) en la cara posterior de la *crista ventralis humeri* através de un tendón corto. El *m. pectoralis* (P) es una lámina superficial, triangular, grande y delgada que recubre superficialmente la región posterior del pecho. Sus fibras cambian de dirección desde el plano anteroventral en donde son casi perpendiculares al eje, hasta casi paralelas al plano midsagital. Tiene su origen en varios puntos: las fibras más anteriores proviene de la aponeurosis (linea alba) que crea el límite entre los costados izquierdo y derecho; otras fibras provienen del esternón y, continuando hacia posterior, un gran grupo de éstas se originan del *m. obliquus externus profundus* (no ilustrado), y una última porción con las fibras más posteriores que parten del *m. rectus abdominis*

superficialis (RAS), más concretamente del primer septo. Todas ellas convergen para insertarse por un fuerte tendón al húmero, exactamente sobre la cara posterior de la *crista ventralis humeri*. Su borde anterior recubre parcialmente el posterior del *m. supracoracoideus*.

Músculos dorsales del brazo (fig. 3a)

Los músculos *anconaei* forman un grupo de cuatro elementos distintos, que en su orden de anterodorsal a posterodorsal son: *anconaeus humeralis lateralis* (AHL), *anconaeus scapularis medialis* (ASM), *anconaeus humeralis medialis* (AHM) y *anconaeus coracoideus* (AC).

El *m. anconaeus humeralis lateralis* (AHL) esta constituído por una banda de fibras paralelas, algo entorchadas, que provienen del extremo proximal de la cara anterodorsal del húmero, cerca de la cavidad glenoidea y en frente de la inserción del *m. dorsalis scapulae*. Desde el origen, sus fibras van paralelas longitudinalmente hasta más o menos la mitad de la longitud del húmero, pero luego se doblan en dirección anteroposterior. Anteriormente limita con el *m. humero antibrachialis* (HAB, fig. 3b) y posteriormente con el *m. anconaeus scapularis medialis* (ASM). Este último está formado por una banda delgada y plana de fibras que proviene de la escápula, en el borde posterior de la cavidad glenoidea. Limita posteriormente con el *m. anconaeus humeralis medialis* (AHM), el cual está formado también por una banda de fibras con una apariencia similar al anterior, que tiene su origen sobre toda la superficie dorsal del húmero, y por medio de un tendón desde la cápsula que recubre la articulación del húmero con la escápula. En el extremo proximal, el tendón de origen converge con el tendón de inserción del *m. dorsohumeralis*. Posteriormente limita con el *m. anconaeus coracoideus* (AC), el cual tiene una forma similar a la de los dos anteriores. Tiene su origen en el coracoides y recorre el borde anterior del húmero para articularse posteriormente con el *m. coracobrachialis longus* (CBL).

Todo este grupo de músculos se unen en un solo tendón ancho que pasa sobre la articulación del codo para insertarse a la cara posterior de la cabeza de la ulna.

Músculos ventrales superficiales del antebrazo y de la mano (fig. 3b)

El *m. humeri antibrachialis* (HAB) es una banda que recubre la cara anteroventral del húmero. Tiene casi la misma forma, tamaño y longitud del *m. coracobrachalis longus*. El origen es carnoso, justo al lado de la *crista ventralis humeri*, y se inserta a nivel del primer tercio proximal del radio, sobre el borde posterior del mismo. Limita anterodorsalmente con el *m. anconaeus humeralis lateralis* y posteriormente con el *m. coracobrachialis longus* (CBL). Este último cubre la cara posteroventral del húmero, originándose en el borde posterolateral del coracoides, e insertándose carnosamente sobre la faz posterior de la cabeza distal del húmero. Por último, el *m. coracobrachialis brevis* (CBB, fig. 2), el cual es corto y de forma triangular, se origina de la superficie ventral del coracoides, y se inserta en el primer tercio ventral del húmero. Su zona proximal está recubierta por el *m. pectoralis*, y su extremo distal limita anteriormente con el *m. humeri antibrachialis* y posteriormente con el *m. coracobrachialis longus*.

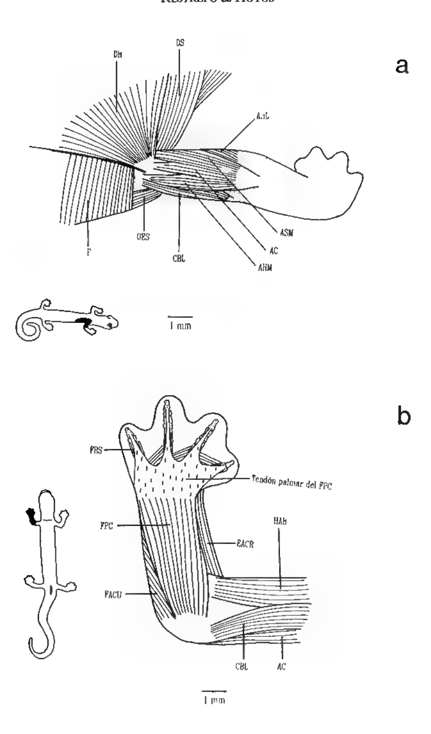


Fig. 3. (a) Músculos posterodorsales del brazo (JMH 170). (b) Músculos ventrales superficiales del antebrazo y de la mano (JMH 635).

Músculos dorsales superficiales del antebrazo y de la mano (fig. 4a)

El *m. extensor digitorum communis* (EDC) es el más superficial de los músculos dorsales del antebrazo. Es una lámina plana y delgada que se origina en la cara dorsal de la cabeza distal del húmero por medio de una fascia que recubre la tercera parte proximal de los músculos *extensor antibrachii et carpi radialis* (EACR) y *extensor antibrachii et carpi ulnaris* (EACU), los cuales se disponen con respecto al *m. extensor digitorum communis* en posiciones anteroventral y posteroventral respectivamente. Así, sus fibras se originan a partir del primer tercio del antebrazo, por lo que el músculo como tal recubre los dos tercios del antebrazo. Distalmente se divide en seis bandas pequeñas de fibras que se insertan a cada lado de los extremos distales de los metacarpianos de los dedos II, III y IV por medio de tendones largos y delgados. Los intermetacarpianos (IMC) son un grupo de músculos de la mano de forma triangular, conformados por fibras perpendiculares a los dedos, algo oblicuas, situándose entre los metacarpianos, a los cuales conecta entre sí. Se originan de la cara posterior de los metacarpianos de los dedos I, II y III, y se insertan sobre la mitad proximal del borde anterior de los dedos II y III y sobre toda la cara anterior del metacarpiano del dedo IV.

Músculos dorsales profundos del antebrazo y de la mano (fig. 4b)

El *m. extensor antibrachii et carpi radialis* (EACR) es ancho y grueso; se origina en el *epicondylus lateralis humeri* por medio de un tendón ancho, y se inserta carnosamente en todo el borde anterodorsal del radio y sobre el *radiale*. Está cubierto en casi su totalidad por el *m. extensor digitorum communis*. El *extensor antibrachii et carpi ulnaris* (EACU) es un músculo grueso pero menos ancho que el anterior. El origen es común con el *m. extensor antibrachii et carpi radialis*, y a este nivel es difícil distinguir el uno del otro. Se inserta en la cara lateral de la ulna, y sobre los huesos carpianos ulnar e intermedio. Anteriormente, limita con el *m. extensor antibrachii et carpi radialis* y con el *m. abductor et extensor digiti primi* (AE1), y ventralmente con el *m. flexor antibrachii et carpi ulnaris* (FACU). El *m. abductor et extensor digiti primi* (AE1) es corto, de fibras oblicuas atravesando diagonalmente la mano. Se origina en los huesecillos *ulnare* e *intermedium*, pasa dorsal a los cartílagos *centrale* y *prepollicis*, para finalmente insertarse en el extremo proximal del metacarpo del dedo I. Los músculos *extensores digitorum breves* (EDB) son tres bandas delgadas que recubren el dorso de los dedos II, III y IV. Tienen su origen sobre los huesecillos carpianos *ulnare*, *intermedium* y *centrale*, desde donde parte cada banda de fibras hacia cada uno de los dedos mencionados, insertándose por un tendón largo y delgado a la base de la falange terminal de cada dedo. El *m. extensor lateralis digiti quarti* (ELD4) es muy pequeño, ubicándose en el borde posterior de la mano. Proviene del *ulnare* y se inserta en el extremo posteroproximal del metacarpo del dedo cuatro. Limita ventralmente con el *m. flexor primordialis communis* (FPC, fig. 5) y dorsalmente con el *m. extensor digitorum communis*.

Músculos ventrales superficiales del antebrazo y de la mano (fig. 5)

El *m. flexor primordialis communis* (FPC) es el único músculo ventral superficial del antebrazo. Es ancho, plano y grande y se encuentra estrechamente asociado con el *m. flexor*

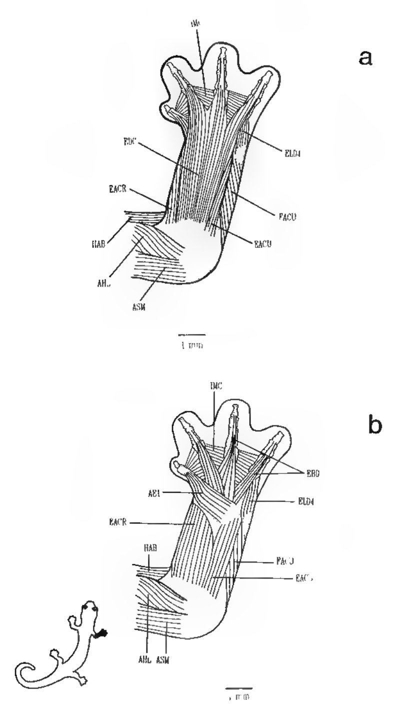


Fig. 4. (a) Músculos dorsales superficiales del antebrazo y de la mano (JMH 170) (b) Musculos dorsales profundos del antebrazo y de la mano. Se ha retirado el músculo EDC (JMH 170)

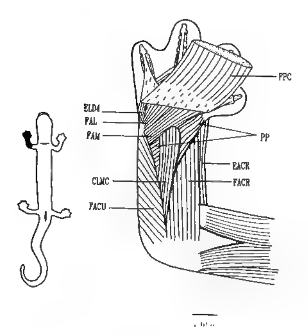


Fig. 5 Músculos ventrales superficiales y profundos del antebrazo y de la mano. Se ha cortado parcialmente el músculo FPC (JMH 635).

antibrachii et carpi ulnaris que corre paralelo a éste. Se origina por un tendón ancho y corto del *epicondylus medialis humeri*, y se inserta por un tendón ancho a la palma de la mano. Este tendón se divide en cuatro partes angostas que llegan hasta la base de la falange terminal de cada uno de los dedos. El *m flexor antibrachii et carpi ulnaris* (FACU) esta formado por una banda angosta que proviene del mismo tendón del *m flexor primordialis communis*, desde el *epicondylus medialis humeri*. Sus fibras corren íntimamente ligadas a este último músculo, y aunque superficialmente (en la cara ventral) casi no se distinguen el uno del otro, al hacer un corte transversal y levantar el *m flexor primordialis communis* queda expuesto el *m. flexor antibrachii et carpi ulnaris*, permitiendo de este modo apreciar éste en su totalidad. Las fibras corren paralelas pero ligeramente oblicuas. El músculo se inserta por un tendón corto sobre el *ulnare*. Limita distalmente con el *m. extensor lateralis digiti quarti*, anterodorsalmente con el *m. extensor antibrachii et carpi ulnaris*, y anteriormente con el *m. flexor primordialis communis*. Los músculos *flexores breves superficiales* (FBS, fig. 3b) son unas bandas pequeñas y delgadas que se encuentran en la cara ventral de los dedos. Provienen del tendón palmar, y se insertan en el extremo distal del metacarpiano I, en el extremo distal de la falange proximal de los dedos II y IV, y en la base de la segunda falange del dedo III.

Músculos ventrales profundos del antebrazo y de la mano (fig. 5)

El *m. flexor antibrachii et carpi radialis* (FACR) es ancho y grueso. Proviene del *epicondylus medialis humeri* en conjunto con el *m. flexor primordialis communis*. Las fibras profun-

das (o dorsales) tienen una inserción carnosa a lo largo del borde anterior del radio, mientras que las fibras superficiales (o ventrales) lo hacen sobre el *radiale*. Limita anterodorsalmente con el *m. extensor antibrachii et carpi radialis*, posteriormente con el *m. caput longum musculorum contrahentium* (CLMC) y posterodorsalmente con el *m. pronator profundus* (PP). El *m. flexor accessorius lateralis* (FAL) es pequeño y triangular. Se origina en la cabeza distal de la ulna, del *ulnare* y del carpo basal del dedo IV. Sus fibras se expanden desde el origen y pasan oblicuas hacia el centro de la mano, hasta llegar al tendón palmar del *m flexor primordialis communis.* El *flexor accessorius medialis* (FAM) es un músculo que proviene de la cara anterior de la cabeza distal de la ulna, del *ulnare* y del *intermedium.* Corre paralelo al *m. flexor accessorius lateralis* el cual se encuentra posteriormente. Sus fibras se insertan en el tendón palmar. El *m. caput longum musculorum contrahentium* (CLMC) esta conformado por una banda gruesa y ancha de fibras que se originan de la cara lateral interna (o frontal) del extremo proximal de la ulna. Desde allí corre paralelo y entre los músculos *flexor antibrachii et carpi radialis* y *flexor antibrachii et carpi ulnaris*, los cuales se ubican anterior y posterior a éste respectivamente. Se inserta en los carpianos por medio de un tendón ancho. El *m. pronator profundus* (PP) es grande y triangular. Proviene de la mayor parte de la cara mesial distal de la ulna, y de los carpianos *ulnare* e *intermedium*, para insertarse en el *prepollicis*, el *radiale* y el carpo basal (1+2). Limita anteriormente con el *m. extensor antibrachii et carpi radialis* y con el radio, en orden anteroposterior; distalmente lo hace con el *m. flexor accessorius medialis,* y anteroproximalmente con el *m. interosseus antibrachii* (no ilustrado). Este último es grueso y triangular igualmente. Se origina a lo largo de casi toda la cara mesial de la ulna, y se inserta a lo largo de los tres cuartos distales de la cara mesial del radio. Limita distalmente con la cabeza de la ulna y con el *intermedium.*

MUSCULOS DE LA CINTURA PÉLVICA Y DEL MIEMBRO POSTERIOR

Músculos ventrales superficiales de la cintura pélvica y del muslo (fig. 6a)

El *m. puboischiotibialis* (PIT) es el más superficial de esta región y del muslo. Se origina en la sínfisis puboisquiádica y presenta dos porciones: una proximal (pélvica) que cubre los tres cuartos posteriores de la cintura pélvica, y a su vez la mitad posterior del *m. puboischiofemoralis externus* (PIFE), y otra distal (apendicular propiamente dicha) que recorre la región ventral hasta la tibia. La sección pélvica es una lámina ancha y delgada de forma triangular, cuya base es la línea media ventral o sínfisis. Esta zona va hasta aproximadamente el nivel del acetábulo, a partir del cual se divide por una *fascia* que lo separa de la zona apendicular, punto en el cual el músculo es más angosto. A partir de aquí se diferencia la sección apendicular, en la que el músculo toma aspecto de banda para insertarse en la pierna a lo largo del primer tercio proximal anteroventral de la tibia. Esta sección apendicular corre paralela al *m. pubotibialis* (PT), el cual se dispone anteriormente. Posteriormente el *m. puboischiotibialis* (PIT) limita con los músculos caudales *ischiocaudalis* (ISC) y *caudalifemoralis* (CF), además del *caudalipuboischiotibialis* (CPIT), el cual se inserta en él por medio de un tendón que se dispone casi en ángulo recto, cerca al nivel del extremo proximal del fémur. El *puboischiofemoralis externus* (PIFE) es un músculo profundo, triangular, en forma de abanico que se origina a lo largo de toda la línea medioventral de la placa puboisquiádica desde el extremo anterior del pubis hasta el extremo postero lateral del isquión. Se inserta en la superficie

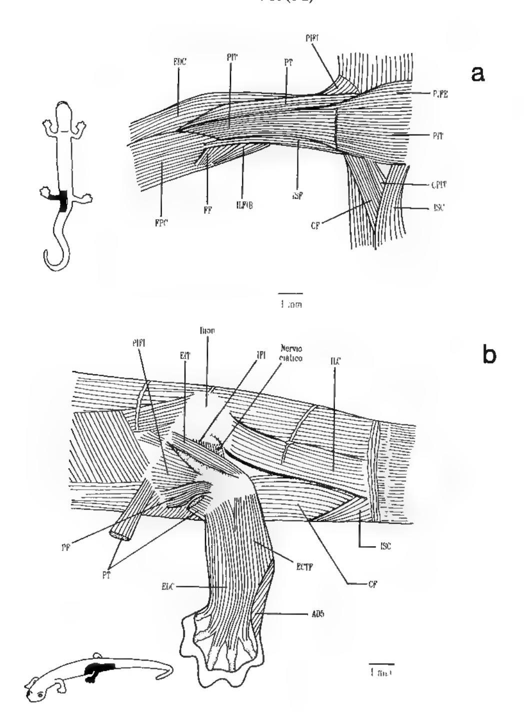


Fig 6. – (a) Músculos ventrales superficiales de la cintura pélvica y del muslo (JMH 280). (b) Músculos dorsales superficiales de la cintura pélvica y del miembro posterior Se ha removido parcialmente el músculo PT (JMH 170)

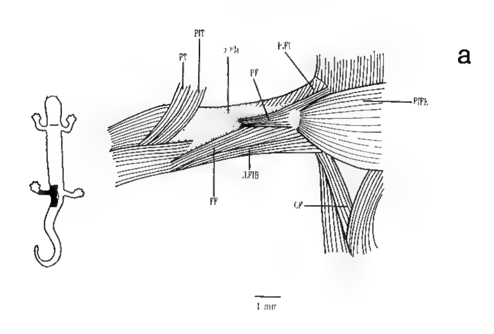
ventral del trocanter femoral a través de un tendón corto y fuerte. Se encuentra recubriendo al *m. rectus abdominis profundus* (RAP, fig. 7) que pasa perpendicular al *m. puboischiofemoralis externus* y a la articulación del fémur con la cadera, y en posición anteroproximal se localiza el *m. rectus abdominis superficialis*. El *m. pubotibialis* (PT) es el más anterior del muslo a este nivel siendo una banda angosta, delgada y larga. Se origina por medio de un tendón plano en el extremo anterolateral del cartílago púbico, en frente del foramen obturador. Se extiende a lo largo del borde anteroventral del muslo para insertarse en la cara anterior del extremo proximal de la tibia. Limita anterodorsalmente con el *m. puboischiofemoralis internus* (PIFI) al cual esta recubriendo; posteriormente lo hace con el *m. puboischiofemoralis externus* en la zona proximal, y con el *m. puboischiotibialis* en la zona distal. Cerca a la zona de inserción limita con el *m. extensor digitorum communis*, y en el origen con el *m. rectus abdominis superficialis*. Por último, el *m. ischioflexorius* (ISF) es una banda delgada y angosta que va desde el extremo posterior de la fascia que separa las secciones púbica y apendicular del *m. puboischiotibialis*, cruza la porción proximal del *m. extensor cruris et tarsi fibularis* (ECTF, fig. 6b) através de un tendón delgado que se pierde en el borde posterior de la pierna, insertándose en la aponeurosis plantar o en el extremo distal de la fibula. Corre paralelo al *m. puboischiotibialis*, a lo largo de la porción posterior del muslo.

Músculos dorsales superficiales de la cintura pélvica y del muslo (fig. 6b)

El *m. extensor iliotibialis* (EIT) es el único dorsal del muslo e igualmente el único que cubre el fémur en su cara dorsal. En un ejemplar macho (JMH 784), se encontró que este músculo sólo recubre la mitad proximal del hueso. Es un músculo fusiforme de doble cabeza que se origina en la superficie dorsolateral del ilion al cual recubre, y se inserta por un tendón plano, delgado y largo que pasa por sobre la articulación de la rodilla y la cresta tibial. Este tendón es común para la inserción de las dos porciones que lo conforman. Limita anteriormente con el *m. iliofemoralis* (ILFEM) y con el *m. iliofemoralis internus* (ILFEMI).

Músculos ventrales profundos de la cintura pélvica y del muslo (fig. 7a-b)

El *m. puboischiofemoralis internus* (PIFI, fig. 7a) es un músculo superficial de la cara anterior del muslo. Su porción visible tiene forma triangular y aspecto de abanico. Proviene de la cara anterolateral del ilion y de la cara dorsal de la placa pubo-isquiádica, concretamente del isquión. Su origen es interno, y su recorrido forma parte del piso del extremo posterior de la cavidad abdominal. Se inserta en la mitad proximal de cara anterior del fémur. El extremo externo limita anteriormente con el *m. rectus abdominis superficialis* (RAS); posterodorsalmente limita con el *m. extensor iliotibialis*, y posteroventralmente con el *m. pubotibialis* el cual lo recubre distalmente junto con el *m. puboischiofemoralis externus*. El *m. pubofemoralis* (PF, fig. 7b) es delgado y corto. Se origina de la esquina anterolateral del pubis y de la aponeurosis que recubre el *m. puboischiofemoralis externus*. Cruza la articulación de la cadera para insertarse a lo largo de una pequeña porción de la mitad proximal de la cara ventral del fémur. Anteriormente limita con la inserción del *m. iliofemoralis*, y posteriormente con el *m. puboischiofemoralis externus* y el *m. femorofibularis* (FF, fig. 7b); ventralmente está recubierto por el *m. pubotibialis*. El *m. femorofibularis* es una banda de fibras de forma semitriangular. Se origina en la zona posteroventral del fémur, justo detrás de la inserción del *m. pubofemoralis*.



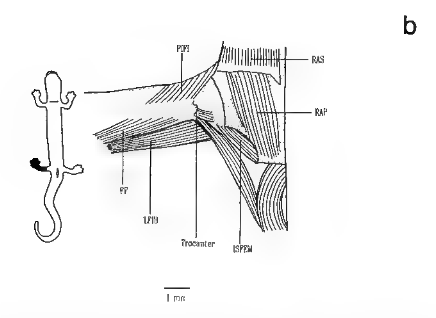


Fig. 7. (a) Músculos ventrales profundos de la cintura pélvica y del muslo. Se han removido los músculos PF y PIFE (JMH 280). (b) Músculos ventrales profundos de la cintura pélvica y del miembro posterior. Se han removido parcialmente los músculos PT y PIT, y completamente los músculos ISF y CPIT (JMH 280)

Antes de llegar a su inserción, en la cara posterolateral de la tibia, atraviesa la zona poplítea. El *m. iliofibularis* (ILFIB, fig. 7b) es el músculo más anterior del muslo. Se origina de la cara externa del ilion, posterior al *m. extensor iliotibialis*, donde hay una ligera asociación de fibras entre los dos músculos. Es un músculo largo que corre por el borde posterodorsal del muslo para cruzar la articulación de la rodilla hasta llegar a su punto de inserción en el borde posterior del extremo proximal de la fibula. Allí se inserta a manera de V por medio de un tendón pequeño, entre los músculos *extensor digitorum communis* y *extensor cruris et tarsi fibularis*. Anterior y paralelo, sobre la cara dorsal, se encuentra el *m. extensor iliotibialis*; en posición ventral y proximal está el *m. puboischiofemoralis externus*, y distalmente el *m. femorofibularis*. El *ischiofemoralis* (ISFEM, fig. 7a) es un músculo pequeño y corto que se encuentra en el extremo posterolateral de la placa puboisquiádica. Se origina del margen lateral y de la superficie posterodorsal del isquión, posterior al acetábulo. Sus fibras corren en dirección diagonal, y se insertan en la cara posterior de la cabeza del fémur. Ventralmente se encuentra recubierto por el *m. puboischiofemoralis externus*, y medialmente limita con el *m. rectus abdominis profundus*.

Músculos dorsales profundos de la cintura pélvica y del muslo

No existen músculos en la parte profunda del muslo y la cintura pélvica, tal como han sido descritos para otras especies (FRANCIS, 1934; DUELLMAN & TRUEB, 1985). Estos autores describieron los músculos *iliofemoralis* e *iliofemoralis internus* como los componentes de esta parte del miembro posterior.

Músculos dorsales superficiales de la pierna y del pie (fig. 6b)

El *m. extensor digitorum communis* (EDC) es el más dorsal de la pierna, recubriéndola por completo, extendiéndose hasta el dorso del pie. Es delgado y fusiforme, originándose en la cabeza distal del fémur, sobre el epicóndilo lateral femoral. Se ramifica en cuatro bandas delgadas superficiales que llegan a cubrir parcialmente los dedos II a V. Cada una de estas bandas se inserta en el tercio proximal de cada uno de los metatarsos respectivos. A este nivel, cada banda muscular se bifurca a su vez generando una doble inserción. Hay además unas pocas fibras del extremo más anterior que se insertan en el dedo I, con su segmento distal cercano a la inserción recubriendo los músculos *extensores digitorum breves*. Limita posteriormente con el *m. abductor digiti quinti* (AD5) a nivel distal, y con el *m. extensor cruris et tarsi fibularis* (ECTF) a nivel proximal, con el cual están fusionadas sus fibras. Este último se encuentra en el borde posterior de la pierna, recubriendo la fibula. Tiene un origen común con el *m. extensor digitorum communis* desde el epicóndilo lateral femoral, y corre paralelo y posterior a este músculo. Algunas fibras profundas se insertan en todo el dorso de la fibula, y otras en el cartílago *fibulare*; las más superficiales se insertan en el *m. abductor digiti quinti* por medio de una fascia delgada. Existe cierta variación interindividual e intraindividual, pues las fibras del *m. extensor cruris et tarsi fibularis* y del *m. extensor digitorum communis* se encuentran muy fusionadas en algunos individuos y aún en una sola pierna de otros individuos. El *m. abductor digiti quinti* (AD5) es el músculo superficial más posterolateral del extremo distal de la pierna. Es fusiforme y delgado con sus fibras dispuestas en forma diagonal. Se origina en el extremo distal de la fibula, y se inserta en la cabeza proximal del

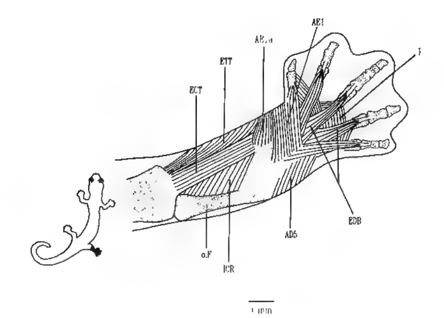


Fig. 8. - Músculos dorsales profundos de la pierna y del pie. Se han removido los músculos EDC y ECTF (JMH 170).

metatarso cinco. Limita anterodorsalmente con el *m. extensor digitorum communis* y con el *m. extensor cruris et tarsi fibularis*, y posteroventralmente con el *m. flexor primordialis communis*. Recubre el *fibulare* y el tarsiano (4+5).

Músculos dorsales profundos de la pierna y el pie (fig. 8)

El *m. extensor tarsi tibialis* (ETT) es una banda de fibras de constitución gruesa. Se origina en el cóndilo tibial del fémur, justamente anterior al *m. extensor cruris tibialis* (ECT), y se inserta en la porción anteroventral del tibiale. Limita distalmente con el *m. abductor et extensor digiti primi accessorius* (AE1a), y anteroventralmente con el *m. flexor primordialis communis*; dorsalmente se haya recubierto por el *m. extensor digitorum communis*. El *extensor cruris tibialis* (ECT) es un músculo grueso que proviene del cóndilo tibial del fémur a través de un tendón plano. Se inserta a lo largo de todo el borde lateral de la tibia, a la cual está recubriendo. Sus fibras llegan hasta la porción cartilaginosa de la cabeza distal de la tibia, a un tendón común con el *abductor et extensor digiti primi accessorius*, con el cual limita distalmente. El *abductor et extensor digiti primi* (AE1) atraviesa el dorso de la mano en forma diagonal, desde el extremo posterior hasta el dedo I. Es una banda rectangular que proviene del *fibulare* y recubre la zona de los tarsianos. Se inserta por un tendón delgado en el extremo distal del metatarsiano del dedo I. A lo largo de su recorrido, recubre la porción proximal de los músculos *extensores digitorum breves* de los dedos II, III, y IV. Proximalmente, limita con el *m. abductor et extensor digiti primi accessorius* y con la cabeza distal de la tibia. El *abductor et extensor digiti primi accessorius* (AE1a) es un músculo pequeño de forma algo rectangular

que se encuentra en posición diagonal en el dorso del pie. Se origina en la cabeza distal de la tibia y se inserta en el metatarso uno. Limita distalmente con el *m. abductor et extensor digiti primi* que corre paralelo a éste, y en posición proximal se encuentran las inserciones de los músculos *extensor tarsi tibialis* y *extensor cruris tibialis*. El *m. interosseus cruris* (ICR) es una lámina delgada, triangular, de fibras diagonales que se encuentra uniendo los bordes laterales internos (mesiales) de la fíbula y de la tibia. Se origina a lo largo del borde anterior de la fíbula, principalmente sobre su cara ventral, y se inserta a lo largo del borde posterior de la tibia Ventralmente se encuentra el *m. pronator profundus* (PP, fig. 9b), y dorsalmente se encuentra parcialmente cubierto por el *m. extensor cruris tibialis*; distalmente limita con los cartílagos *fibulare* e *intermedium*. Los músculos *extensores digitorum breves* (EDB) son unas bandas que se encuentran recubriendo los metatarsos de todos los dedos, y se hayan recubiertos a su vez por el *m. extensor digitorum communis*. En el dedo I es una banda única delgada y muy pequeña que proviene de un punto entre el metatarso, el *mediale* y el tarso (1+2), y se inserta en la base cartilaginosa de la falange terminal. Las fibras musculares llegan hasta la zona media del tarso, desde donde se prolonga el tendón de este dedo. En el dedo II, la banda se origina de la superficie central del tarso (1+2). En este caso también es una sola capa de fibras que llegan hasta la mitad de la longitud del metatarso, desde donde se prolonga el tendón que se inserta en la base de la falange terminal de este mismo dedo. En el III, la banda de músculo única se origina en los tarsos (3), (4+5) y el *centrale*. Las fibras también llegan hasta la mitad del metatarso, y de allí sale un tendón que pasa a lo largo de todo el dorso de las dos falanges de este dedo para insertarse en la base de la terminal. La banda muscular que recubre el dedo IV se origina en el dorso del tarso (4+5); las fibras llegan hasta la mitad del metatarso desde donde parte el tendón que pasa por el dorso de las dos falanges hasta insertarse en la falange terminal. Por último, en el dedo V aparentemente es una sola banda gruesa que proviene de un punto entre el *fibulare* y el tarso (4+5); las fibras llegan hasta la mitad del metatarso, y de allí se va a originar el tendón de inserción que va por el dorso de las falange del mismo dedo hasta la falange terminal.

Los músculos *intermetatarsales* (I) son cuatro músculos pequeños que se encuentran entre los metatarsos. Tienen forma triangular, con sus fibras dispuestas en forma diagonal que se extienden en el espacio interdigital. Pueden visualizarse claramente tanto dorsal como ventralmente, pero su origen es ventral, sobre los metatarsos.

Músculos ventrales superficiales de la pierna y el pie (fig. 9a)

El *flexor primordialis communis* (FPC) es un músculo ancho que recubre toda la cara ventral de la pantorrilla en el que sus fibras van paralelas al eje del miembro. Proviene del borde posteroventral del cóndilo fibular del fémur y, en parte, de toda la cara posteroventral de la fíbula. Sus fibras se insertan en la *fascia* plantar que comienza a la altura de los cartílagos *tibiale*, *intermedium* y *fibulare*, y recubre los músculos flexores del pie. Esta aponeurosis es ancha, gruesa y fuerte, y se prolonga recubriendo los cinco dedos, insertándose sobre la base de la falange terminal de cada uno. El *m. flexor primordialis communis* recubre los músculos *pronator profundus*, *caput longum musculorum contrahentium*, *flexor accessorius lateralis* y *flexor accessorius medialis*.

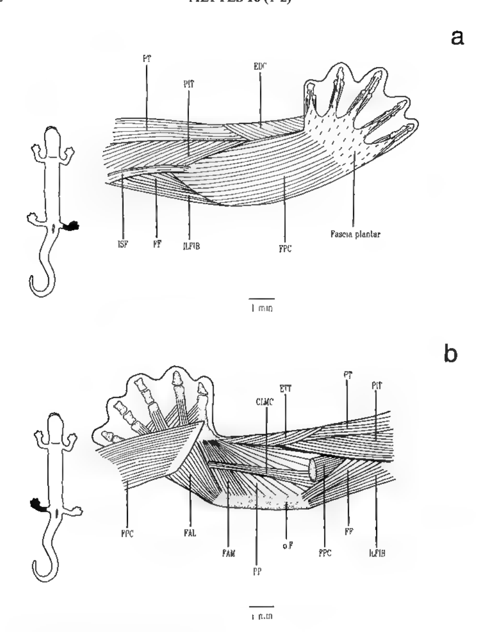


Fig. 9. – (a) Músculos ventrales superficiales del miembro posterior (JMH 170). (b) Músculos ventrales profundos de la pierna y el pie. Se han removido parcialmente el músculo FPC, y completamente los músculos ISF y EDC (JMH 672).

Músculos ventrales profundos de la pierna y el pie (fig. 9b)

El *pronator profundus* (PP) es el músculo más profundo de la cara ventral de la pierna, originándose a lo largo de la cara anterior de la fibula. Tiene forma triangular, con sus fibras

convergiendo en dirección a la inserción en la cara lateral posterior del extremo distal de la tibia y en el cartílago *tibiale*. Algunas de sus fibras más profundas se insertan a lo largo de toda la cara posterior de la tibia, y unas pocas superficiales alcanzan la base del primer metatarso y del cartílago *mediale* Limita anterior y superficialmente con el *m. extensor digitorum communis* y con el *m. extensor tarsotibialis*. El *m. caput longum musculorum contrahentium* (CLMC) es angosto, en forma de banda. Proviene del extremo proximal de la cara postero-ventral de la fíbula, desde donde pasa cubriendo ventralmente al *m. pronator profundus* hasta llegar a su inserción sobre la hilera distal de los cartílagos tarsianos por medio de un tendón largo. El extremo distal pasa por entre los músculos *flexor accessorius lateralis* y *flexor accessorius medialis*. Todo el músculo está recubierto por el *m. flexor primordialis communis*. El *m. flexor accessorius lateralis* (FAL) es una hoja delgada, de forma triangular. Sus fibras provienen del cartílago *fibulare* y del extremo distal de la fíbula, y se dirigen a la tibia para insertarse en la superficie dorsal de la *fascia* plantar. Está recubierto por el *m. flexor primordialis communis*. El *m. flexor accessorius medialis* (FAM) es un hoja más angosta que el *m flexor accessorius lateralis*, de forma triangular igualmente. Se origina del extremo distal ventral de la fíbula y de los cartílagos *fibulare* e *intermedium*, justamente dorsal al origen del *m. flexor accessorius lateralis*. Se inserta en la *fascia* plantar, anterior a la de este último. Los músculos *flexores breves superficiales* (FBS) son unas bandas delgadas que provienen de la región central dorsal de la *fascia* plantar. Las fibras de cada banda flexora llegan hasta el nivel del extremo distal de los metatarsos de los dedos respectivos. Su inserción varía entre los diferentes dedos. en el dedo I, la banda se inserta en el extremo distal del metatarso; en los dedos II y V, se insertan en el extremo distal del metatarso y en el extremo proximal de la falange proximal, y en los dedos III y IV, sobre las falanges intermedias.

DISCUSIÓN

CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

Algunos autores mencionan músculos que no se identificaron en *Bolitoglossa adspersa*. DUELLMAN & TRUEB (1985) se refieren a los músculos *extensor lateralis digiti quadrati* (que tal vez es el mismo del *m. extensor lateralis digiti quarti* de FRANCIS, 1934) y *flexor digitorum communis*. FRANCIS (1934) y BAIRD (1951) mencionan el *m coracoradialis proprius*, y FRANCIS (1934) y DUELLMAN & TRUEB (1985) hacen referencia a un músculo *thoraci-scapularis*.

Aunque la musculatura de los miembros y cinturas en *Bolitoglossa adspersa* corresponde en una gran parte a la descrita para otras especies de salamandras (e.g. *Salamandra salamandra* en Salamandridae y especies del género *Pseudoeurycea* en Plethodontidae), presenta algunas diferencias que son importantes de remarcar.

FRANCIS (1934) observó que el músculo *dorsohumeralis* en *S. salamandra* se inserta por un fuerte tendón en dos puntos: sobre el extremo posterolateral de la articulación del hombro donde se fusiona al tendón de origen del *m. anconaeus scapularis medialis*, y sobre el borde anterolateral del húmero justo detrás del *m dorsalis scapulae*. En *B. adspersa*, la inserción se realiza por un tendón fuerte también, pero en el borde anterior de la cabeza del húmero.

Los músculos *cucullaris* son descritos por Francis (1934), Baird (1951) y Duellman & Trueb (1985) como las cabezas anterior y posterior del músculo *cucullaris*, pero son los dos primeros los que le dan los nombres de *cucullaris major* y *cucullaris minor* El *major* de *Pseudoeurycea* se origina de la superficie posterior del cuadrado, dorsal a la unión del ceratohyal, de la *crista muscularis* y del *operculum*, y se inserta en la superficie anterior de la base de la escápula (Baird, 1951). En *S. salamandra* se origina parcialmente de la *fascia cephalodorsalis*, pero principalmente de la superficie posterodorsal del cráneo, y se inserta carnosamente en la cara lateral del procoracoides, cerca a la articulación del hombro (Francis, 1934). En ambos casos hay diferencias tanto en el origen como en la inserción con respecto al mismo músculo en *B. adspersa* En relación con el *cucullaris minor* también se evidenciaron diferencias ya que en *Pseudoeurycea* se origina de la *fascia cephalodorsalis* y de la superficie lateral del cartílago supraescapular (cosa que no ocurre en *B adspersa*), y se inserta por un tendón en el margen lateral del cartílago procoracoides, mientras que en *B. adspersa* es en el borde anterior del mismo. El origen en *S. salamandra* es el mismo que *B. adspersa*, pero se inserta en los bordes laterales del procoracoides y la supraescápula (Francis, 1934).

El *m. opercularis*, contrario a lo que podría pensarse, no siempre proviene del *operculum*. De hecho, sólo Francis (1934) encuentra que el *operculum* (ou *os operculare*) es el sitio de origen de dicho músculo en *S. salamandra*, ya que en las especies de *Pseudoeurycea* estudiadas por Baird (1951), el origen es en el borde posteromesial de la *fenestra vestibuli*, como sucede en *B. adspersa*.

De acuerdo a Monath (1965), dos músculos distintos pueden originarse del *operculum*: en las familias Hynobiidae, Ambystomatidae y Salamandridae, el músculo que proviene de este hueso y se inserta en el cartílago supraescapular es el *m levator scapulae*, mientras que en Plethodontidae es el *m cucullaris major* quien tiene su origen allí (aunque no ocurre así en *B. adspersa*).

El *m. procoracohumeralis* en *Pseudoeurycea* se origina en dos partes: la cabeza superficial, con forma de espátula (Baird, 1951), corresponde con la misma descrita por Francis (1934), Duellman & Trueb (1985) y en este trabajo, pero la cabeza profunda que, de acuerdo a Baird (1951), se origina en la superficie ventral del procoracoides y se inserta en la cápsula de la articulación del hombro y del margen proximal de la *crista ventralis humeri*, no fue identificada ni por los otros tres autores ni por nosotros. Francis (1934) describió de manera detallada los músculos del antebrazo y de la mano en *S. salamandra*, con respecto a los cuales hay algunas diferencias en *B. adspersa* que son importantes de resaltar: el origen del *m. extensor digitorum communis*, que en *S. salamandra* es en el *epicondylus lateralis humeri*, se encuentra en *B. adspersa* sobre la cabeza distal del húmero. El origen igualmente del *m. extensor lateralis digiti quarti* es en *B. adspersa* sobre el *ulnare*, mientras que en la otra especie lo es en el *ulnare+intermedium*, ya que estos dos están fusionados. La condición es la misma cuando se habla de la inserción del *m. flexor antibrachii et carpi ulnaris*.

El origen del *flexor accessorius lateralis* en *B. adspersa* es la cabeza distal de la ulna, el *ulnare* y el carpo basal del dedo IV, mientras que en *S. salamandra*, lo es el extremo distal de la ulna, del *ulnare+intermedium* y del carpo basal del dedo IV. Una variación bastante clara la encontramos a nivel de los músculos *flexor accessorius lateralis* y *flexor accessorius medialis*, ya que estos dos se hayan separados por el *m. caput longum musculorum contrahentium* en

S. salamandra, lo que no se da en *B. adspersa* dado que este músculo no pasa entre sino dorsal a aquellos.

El *m. pronator profundus* en *S. salamandra* proviene de casi toda la cara mesial de la ulna, del *ulnare+intermedium*, del *centrale* y del tercero o cuarto carpiano (FRANCIS, 1934), mientras que en *B. adspersa* sólo se origina de la cara mesial de la ulna, del *ulnare* y del *intermedium*.

CINTURA PÉLVICA Y MIEMBROS POSTERIORES

Un primer aspecto a resaltar aquí es que en la descripción que hace BAIRD (1951) del género *Pseudoeurycea*, no incluye los músculos *extensor digitorum communis*, *extensor cruris et tarsi fibularis* y *flexor primordialis communis*, mientras que los músculos *interosseus cruris*, *extensores digitorum breves*, *intermetatarsales*, *caput longus musculorum* y *flexores breves superficiales* sólo son descritos por FRANCIS (1934) y no por BAIRD (1951) para *Pseudoeurycea*, ni por ASHLEY-ROSS (1992) en *Ambystoma tigrinum* (Ambystomatidae) y *Dicamptodon tenebrosum* (Dicamptodontidae). Para los tres, el *m. puboischiotibialis* siempre está conformado por dos partes (tal como se observó en *Bolitoglossa adspersa*), pero la longitud del origen sobre la sínfisis puboisquiádica puede variar. por ejemplo, en *A. tigrinum* y en *D. tenebrosus* el origen abarca sólo los dos tercios posteriores de dicha sínfisis (ASHLEY-ROSS, 1992), mientras que en *B. adspersa* el origen es un poco más extenso, abarcando tres cuartos de ésta. El *m. puboischiofemoralis externus* parece tener orígenes e inserciones algo distintas dentro de los diversos grupos de salamandras. En *Salamandra salamandra*, el origen es en la superficie ventral de la cintura pélvica, y se inserta a lo largo de la mitad de la superficie ventral del fémur (FRANCIS, 1934). En *Pseudoeurycea*, se origina a todo lo largo de la placa puboisquiádica, lateral a su cresta mid-ventral, y se inserta en el trocanter femoral (BAIRD, 1951). En *A. tigrinum*, el músculo se origina directamente a lo largo de toda la línea media ventral de la sínfisis púbica, de los dos tercios mesiales del borde anterior de la placa puboisquiádica y de la superficie ventral del pubis y del isquion. Se inserta a ambos lados de la cresta femoral y en el borde ventral del fémur. En *D. tenebrosus*, además de los puntos de origen mencionados para *A. tigrinum*, se desprende también de la aponeurosis que cubre el tercio anterior de la superficie muscular, y se inserta en el trocanter femoral (ASHLEY-ROSS, 1992).

En cuanto al origen del *m. pubotibialis*, hay una diferencia con respecto a *A. tigrinum*, ya que en esta especie se desprende del borde anterolateral de la placa puboisquiádica a través de un tendón plano, y parcialmente de la aponeurosis superficial que cubre la sección anterior del *m. puboischiofemoralis* (ASHLEY-ROSS, 1992). También el *m. ischioflexorius* presenta diferencias en el punto de origen, ya que en *S. salamandra* proviene del ángulo ventrolateral del isquion (FRANCIS, 1934), mientras que en *Pseudoeurycea* se origina del margen posterolateral de la placa puboisquiádica (BAIRD, 1951), al igual que en *A. tigrinum* y en *D. tenebrosus* (ASHLEY-ROSS, 1992).

De acuerdo a DUELLMAN & TRUEB (1985), el *m. iliotibialis* se origina por dos cabezas de la superficie dorsolateral del ilion; sin embargo, los demás autores hablan de un *m. iliotibialis anterioris* y de un *m. iliotibialis posterioris*. Así, en *S. salamandra* el *m. iliotibialis anterioris* proviene de la superficie dorsolateral del ilion (FRANCIS, 1934), mientras que en *Pseudoeurycea* (BAIRD, 1951) y en *A. tigrinum* (ASHLEY-ROSS, 1992) lo hacen del borde anterolateral del

isquion. El *m. iliotibialis posterioris* de *S. salamandra* se origina también de la superficie dorsolateral del ilion (Francis, 1934); en *Pseudoeurycea*, se origina de la superficie posterolateral del ilion (Baird, 1951), y en *A. tigrinum* y *D. tenebrosus* de la placa iliaca misma (Ashley-Ross, 1992).

En *B. adspersa*, el *m. extensor iliotibialis* se presenta como una sola estructura, a pesar de tener dos cabezas de origen. Aparentemente es comparable al que los otros autores llaman *m. iliotibialis anterioris*.

El *m. puboischiofemoralis internus* tiene diversos orígenes dentro de los diferentes taxa: en *A. tigrinum* y *D. tenebrosus* proviene de los dos tercios anteriores de la sínfisis de la línea media dorsal de la placa puboisquiádica, del tejido conectivo asociado que separa el músculo del costado izquierdo y derecho, del cartílago ypsiloide y, unas pocas fibras, de la cara dorsal del pubis (Ashley-Ross, 1992). En *S. salamandra* proviene de la cara interna del pubis y de la cara interna del isquion e ilion. En el género *Pseudoeurycea* se origina del cartílago púbico y de la parte anteromedial de la superficie dorsal del isquión.

En *Pseudoeurycea*, el *m. pubofemoralis* posee dos cabezas: la ventral, que se origina de la cara dorsal de la aponeurosis del *m. puboischiotibialis* en donde se une al origen del *pubotibialis*, y la dorsal que parte del cartílago púbico del proceso inmediatamente anterior al acetábulo (Baird, 1951). Sin embargo, este es el único autor que menciona este caso, pues los demás se refieren a este músculo con una sola cabeza que proviene de la superficie anteroventral de la placa puboisquiádica, como en *B. adspersa*.

El *m. femorofibularis* posee algunas diferencias en *Paramesotriton deloustali* (familia Salamandridae), de acuerdo a la condición general ya descrita. En esta especie este músculo tiene su origen no sólo en la superficie posterior del fémur (como es lo común), sino también de la superficie mesial, dividiéndose en dos partes a nivel de la rodilla (Darevsky & Salomatina, 1989).

En la literatura consultada, tan sólo Francis (1934) describe el *m. abductor digiti quinti*, habiendo diferencias en la inserción en *S. salamandra* con respecto a *B. adspersa*. En la primera, el músculo se inserta sólo en la cabeza proximal del metatarso cinco, mientras que en la segunda, la inserción se realiza en la superficie postaxial del fibulare y del basal cinco, y en la base del metatarso cinco.

El *m. extensor tarsi tibialis* de *B. adspersa* se origina en el cóndilo tibial del fémur y se inserta en la porción anteroventral del *tibiale*. En *S. salamandra*, este músculo se inserta en la superficie ventral del *tibiale* y del *pre-hallucis* (Francis, 1934). Este músculo no fue descrito por Baird (1951) ni por Ashley-Ross (1992).

El *m. extensor cruris tibialis* varía en cuanto a su inserción ya que en *B. adspersa* recubre todo el borde lateral de la tibia, mientras que en *S. salamandra* (Francis, 1934), *A. tigrinum* y *D. tenebrosum* (Ashley-Ross, 1992) se extiende además al *tibiale* y al *pre-hallucis*.

Siendo Francis (1934) el único autor que describe los músculos más pequeños del pie, tan sólo podemos hacer una comparación con algunos en *S. salamandra*, como el *m. abductor et extensor digiti primi*. En esta especie este músculo proviene de la superficie dorsal del *intermedium* y del *centrale*, y se inserta en la cara lateral del metatarsal y en la falange del dedo I. En *B. adspersa* proviene del *fibulare* y se inserta en el metatarsiano uno.

El *m. pronator profundus* es descrito tan solo por FRANCIS (1934) para *S. salamandra*. De acuerdo con esta, hay variación en cuanto a la inserción con respecto a la del mismo músculo en *B. adspersa*, ya que en la primera se da sobre la cara lateral del extremo distal de la tibia, el *tibiale* y el *pre-hallucis* así como la base del primer metatarso, mientras que en la segunda es a lo largo de toda la cara posterior de la tibia y sobre el *tibiale*.

El *m. flexor accessorius medialis* y el *m. flexor accessorius lateralis* son, de nuevo, tratados no más que por FRANCIS (1934). Esta vez la diferencia se da a nivel del origen, pues mientras que en *S. salamandra* es a nivel de los dos tercios distales de la fíbula, en la cara ventro mesial de este hueso, desde el conjunto de huesecillos tarsianos *fibulare*, *intermedium* y los *basalia*, en *B. adspersa* proviene del extremo distal ventral de la fíbula, y del *fibulare* e *intermedium*.

El *m. flexor accessorius lateralis* en *S. salamandra* surge principalmente del borde lateral del *fibulare*, mientras que unas fibras toman su origan del quinto basal y del extremo distal de la fíbula.

Por último, en cuanto al *m. abductor et extensor digiti primi accessorius*, este es por primera vez descrito, por lo cual se le da este nombre aquí ya que sus fibras corren paralelas a las del *m. abductor et extensor digiti primi*, pero se distinguen claramente de él.

CONCLUSIONES

Aunque la musculatura de los miembros de la salamandra *Bolitoglossa adspersa* se parece mucho a la de otras especies de urodelos ya descritos, sus diferencias son suficientes como para considerar que en el futuro deben ser analizadas con el fin de aplicarlas a estudios filogenéticos, ya sea intrafamiliares como interfamiliares. Igualmente con respecto a sus semejanzas, por lo que sería muy importante establecer si estas se mantienen en otras especies del género y de la familia, y si algunas de ellas se pueden considerar como sinapomorfias. Creemos que es fundamental investigar más a fondo la existencia o la ausencia del *m. abductor et extensor digii primi accessorius* en otras especies de *Bolitoglossa*, ya que por ahora tan solo se ha registrado en esta especie y en *Bolitoglossa platydactyla* (Marvalee H. WAKE, comunicación personal)

RESUMEN

Se hace la descripción de la musculatura de los miembros anteriores y posteriores de la salamandra pletodóntida *Bolitoglossa adspersa* (Peters,1863), y esta es comparada con la de varias especies de urodelos descritas hasta el momento. Se encontraron diferencias y semejanzas entre la musculatura de *B. adspersa* y la de otras especies descritas en otros trabajos, principalmente con respecto a los puntos de origen e inserción. Se decribe un nuevo músculo en *B. adspersa*.

Agradecimientos

Queremos agradecer muy especialmente a la Pontificia Universidad Javeriana por el apoyo prestado durante la realización del trabajo. A. O. Vargas y G. Quitiaquez de la misma Universidad por su colaboración en la recolección del material y a M. Restrepo por los artes finales de las figuras que aparecen aquí. Igualmente agradecemos a la Dra. M. H. Wake (University of California, Berkeley, USA) y a dos revisores anonimos por las importantes sugerencias que nos hicieron para mejorar notablemente el artículo.

Literatura citada

Alberch, P., 1981*a*. – Heterochronic mechanism of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander, *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). *J. Morph.*, **167**: 249-264.

----- 1981*b*. – Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function. *Evolution*, **35** (1): 84-100.

Ashley-Ross, M. A., 1992. – The comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus*. *J. Morph.*, **211**: 147-163.

Austin, C. C. & Shaffer, H. B., 1992. – Short-, medium-, and long-term repeatability of locomotor performance in the tiger salamander *Ambystoma californiense*. *Functional Ecology*, **6**: 145-153.

Baird, I., 1951. – An anatomical study of certain salamanders of the genus *Pseudoeurycea*. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **34** (6): 221-265.

Bennett, A. F., 1989. – Individual correlation of morphology, muscle mechanics, and locomotion in a salamander. *Am. J. Physiol.*, **256**: 1200-1208.

Bock, W. J. & Shear, C. R., 1972. – A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.*, **130**: 222-227.

Brame, A. H. & Wake, D. B., 1963. – The salamanders of South America. *Contr. Sci. Los Angeles County Mus.*, **69**: 5-72.

Darevsky, I. S. & Salomatina, N. I., 1989. – Notes on hindlimb structure in the salamander *Paramesotriton deloustali*, and its mode of life. *J. Herp.*, **23** (4): 429-433.

Dingerkus, G. & Uhler, L. D., 1977. – Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, **52**: 229-232.

Duellman, W. E. & Trueb, L., 1985. – *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill, "1986": i-xix + 1-670.

Edwards, J. L., 1976. – *A comparative study of locomotion in terrestrial salamanders*. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley, Xerox University Microfilms No. 77-4441.

Escallón, M. H., 1976. – *Estudio de los patrones electroforéticos de las proteínas sanguíneas de una población de salamandras* Bolitoglossa adspersa. Tesis de Magister en Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá: 1-98.

Escallón, M. H. & Rothammer, A., 1978. – Comparación de patrones de diversificación morfológicos y genéticos en tres poblaciones de *Bolitoglossa adspersa* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae). *Medio Ambiente*, **3** (2): 40-43.

Feder, M. E. 1987. – Effect of thermal acclimation on locomotor energetics and locomotor performance in a tropical salamander *Bolitoglossa subpalmata*. *Physiol. Zool.*, **60** (1): 18-26.

Francis, E. T. B., 1934. – *Anatomy of the salamander*. Oxford, Oxford University Press: 1-381.

Harding, K. A., 1983. – *Catalogue of New World amphibians*. Oxford, Pergamon Press: 1-406.

Monath, T., 1965. – The opercular apparatus of salamanders. *J. Morph.*, **116**: 149-170.

Ozeti, N., 1967. – The morphology of the salamander *Mertensiella luschani* (Steindachner) and the relationships of *Mertensiella* and *Salamandra*. *Copeia*, **1967** (2): 287-298.

PEDRAZA, B., 1983. – *Patrones electroforéticos en proteínas sanguíneas de una población de salamandras del género* Bolitoglossa. Tesis, Universidad Social Católica de La Salle, Biología, Bogotá.
SHAFFER, H., AUSTIN, C. & HUEY, R. B., 1991. – The consequences of metamorphosis on salamander (*Ambystoma*) locomotor performance. *Physiol. Zool.*, **64** (1): 212-231.

Corresponding editor: Marvalee H. WAKE

Alytes, 1998, **16** (1-2): 50-60.

Microanatomía del aparato bucal y de la cavidad oral de la larva de *Bufo fernandezae* Gallardo, 1957 (Anura, Bufonidae), con comentarios acerca de la coloración in vivo y la anatomía externa

Dinorah D. Echeverría

Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Departamento de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Vertebrados, 1428 Buenos Aires, Argentina

Observations of the buccal apparatus and oral cavity of tadpoles of *Bufo fernandezae* were made with scanning electron and dissecting microscopes. The jaw sheaths have well developed serrations, and the short, widely spaced denticles have 4-6 cusps. Denticles in the medial parts of rows are larger than those in more lateral areas. The buccal floor arena has three, simple, tall papillae in a single row on each lateral border, the interior of the arena has low papillae and pustules, and the buccal pockets are transverse. There are 4 lingual papillae in an anterior row on the tongue anlage. The buccal roof arena has 3 marginal papillae on each side, the interior of the arena has pustules, and the choanae are oblique. The lateral and median ridges are well developed. External morphological features of the larva of *Bufo fernandezae* are included.

Introducción

La larva de *Bufo fernandezae* ha sido descrita por Fernandez (1927) y Gallardo (1957, 1974), hallándose coincidencias y discrepancias entre estos autores en cuanto a la anatomía externa y la coloración in vivo. Langone (1994) basó su descripción en una recopilación de los datos generados por Fernandez (1927) y Kehr & Williams (1990), resaltando ciertos aspectos de la anatomía general externa de la larva que no coinciden completamente con Gallardo (1987). Du Preez (1992) asignó importancia taxonómica a la morfología ultraestructural de los dientes labiales en el género *Bufo*. Halló diferencias morfológicas entre los keratodontos de *Bufo poweri*, *Bufo gutturalis* y *Bufo rangeri*. En cuanto a las características microanatómicas del aparato bucal y de la cavidad oral, existen escasas referencias entre los bufónidos y no se han registrado descripciones en *Bufo fernandezae*. Viertel (1982) describió los cambios morfogenéticos que experimenta la cavidad bucal en anuros de Europa como *Bufo bufo* y *Bufo calamita*. Inger (1985) observó, con microscopio electrónico de barrido, la

cavidad bucal de varios bufónidos de regiones boscosas de Borneo pudiéndose apreciar características en común con los bufónidos europeos.

El propósito de este trabajo es describir la morfología de los dientes labiales, del pico córneo y de la cavidad oral de la larva de *Bufo fernandezae* y poner énfasis en aclarar o modificar afirmaciones que involucren características externas controvertidas.

MATERIAL Y METODOS

Durante los meses de octubre y noviembre de 1989 y 1991 se capturaron larvas de *Bufo fernandezae*, provenientes de las localidades de Del Viso (colección Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, FCEN 6, 10 ejemplares) y Pilar (colección de larvas particular del autor, DDE 96.51, 10 ejemplares) provincia de Buenos Aires. Los renacuajos fueron hallados en cuerpos de agua semipermanentes. Se fijaron in toto en formol 10 %. Los estadios larvales fueron asignados según la nomenclatura propuesta por GOSNER (1960).

Las observaciones del aparato bucal y de la cavidad oral fueron efectuadas con microscopio electrónico de barrido (MEB) y estereoscópico. Para facilitar el estudio con MEB se separó la región del disco oral del resto del cuerpo. Para efectuar el examen de la cavidad oral se procedió a separar las regiones del piso y del techo de la boca según la técnica de WASSERSUG (1976). Se aplicaron las técnicas de microscopía electrónica según FIORITO DE LOPEZ & ECHEVERRIA (1984). La metalización se realizó con oro. Con el fin de facilitar la observación con microscopio estereoscópico se resaltaron las estructuras de la cavidad bucal vertiendo en ella 2 a 3 gotas de hematoxilina de Carazzi.

La descripción del aparato bucal y de los dientes se basó en la nomenclatura utilizada por ALTIG (1970) y DEUNFF & BEAUMONT (1959). La cavidad oral se describió según la nomenclatura de VIERTEL (1982). Sobre el visor del microscopio electrónico de barrido se midieron 10 dientes de cada tipo (labial y del pico córneo). Se tomó las modas del largo total de la espátula (LT) y el ancho máximo de la espátula (A). Se incluye una modificación a la descripción del renacuajo avalada por CEI (1980).

RESULTADOS

LARVA (fig. 1-2)

La coloración general del cuerpo es negra tanto dorsal como ventral; la región dorsal y lateral de la musculatura de la cola es predominantemente negra; sobre el borde dorsal de la musculatura de la cola se hallan manchas semicirculares que, a simple vista, parecen amarillentas o blancas otorgándole a la cola una apariencia listada, pero cuando se las observa con microscopio estereoscópico presentan un color anaranjado. La región ventral de la musculatura es amarillenta o blanca y lisa. La aleta caudal es transparente cuya parte dorsal presenta escasas y pequeñas manchas alargadas de color ocre. La región ventral del cuerpo

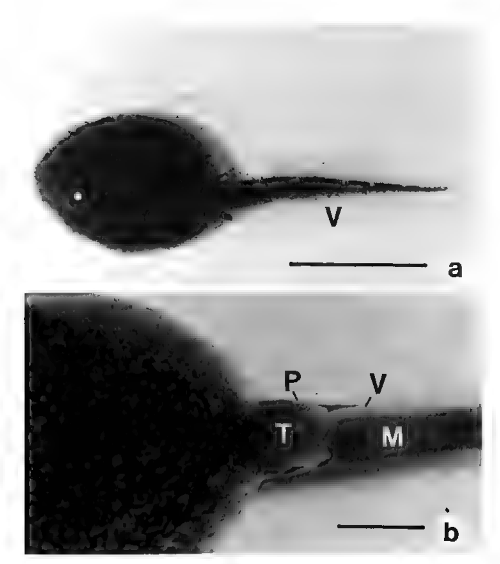


Fig. 1. – Larva de *Bufo fernandezae* en estadio 34. (a) Vista dorsal; escala: 6 mm. (b) Detalle en vista ventral y posterior del cuerpo; escala· 1 mm M, musculatura caudal; P, miembro posterior; T, tubo cloacal; V, aleta ventral

presenta cromatóforos anaranjados. Desde el estadio 39 en adelante aparece en el dorso una línea de posición vertebral de color blanco amarillento que, según los ejemplares, puede extenderse desde la parte posterior de la cabeza hasta la base de la aleta dorsal o mostrarse más reducida. El tubo cloacal muestra una abertura oval dirigida hacia la derecha. La pared izquierda está sostenida en parte por la aleta ventral, con el margen izquierdo ventral incluído en la aleta y continuo con ella. La pared lateral derecha del tubo cloacal sobresale de la aleta ventral (fig. 1b, 2). La aleta caudal presenta el extremo redondeado.

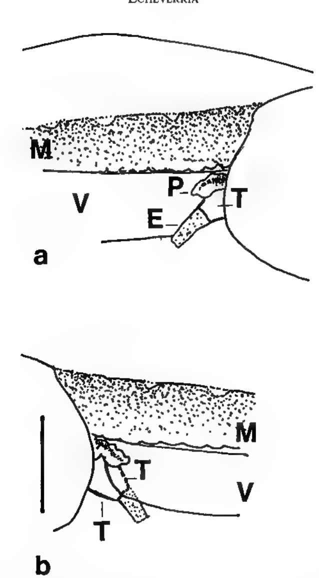


Fig. 2 – Interpretación gráfica de una vista (a) lateral derecha y (b) lateral izquierda del tubo cloacal (T) de *Bufo fernandezae* en estadio 34; escala: 2 mm. E, excrementos; M, musculatura caudal; P, miembro posterior; V, aleta ventral.

APARATO BUCAL (fig. 3-4)

Las márgenes laterales del disco oral presentan una hendidura angular. El ángulo oral es pronunciado. El borde papilar tiene una amplia brecha dorsal y otra ventral. Se observa una hilera continua de papilas marginales en la región lateral del disco abarcando las regiones de los ángulos oral, supraangular e infraangular. Las papilas presentan forma cónica con su extremo liso y romo (fig. 3a).

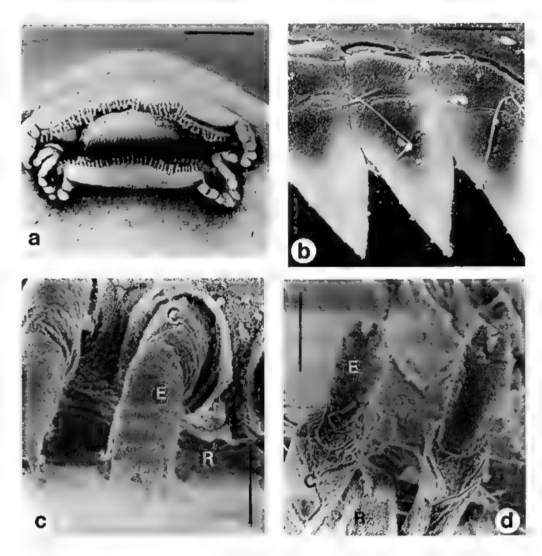


Fig. 3. Larva de *Bufo fernandezae* en estadio 31. (a) Vista general del aparato bucal en reposo; escala: 200 μ. (b) Dientes del pico córneo superior; 3000 ×; escala 10 μ. (c) Dientes labiales en A-1, 3000 ×, escala. 10 μ. (d) Dientes labiales en P-1; 3000 ×; escala· 10 μ. C, cono de la raíz; E, espátula; R, pliegue labial.

El pico córneo está bien desarrollado y queratinizado, con aspecto aserrado y pigmentación negra. Los dientes del pico córneo están dispuestos en empalizada, con el extremo libre agudo y las paredes laterales contiguas en contacto (fig. 3b). Las modas de las medidas son LT = 17 μ y A = 9 μ. Los pliegues labiales se disponen en cuatro hileras: dos anteriores y dos posteriores sobrepasando los límites de los extremos del pico córneo. La fórmula dentaria (sensu Altig, 1970) es 2(2)/2 en todos los ejemplares. La hilera A-1 se extiende desde un extremo al otro de las márgenes laterales recorriendo el borde superior del disco. La A-2

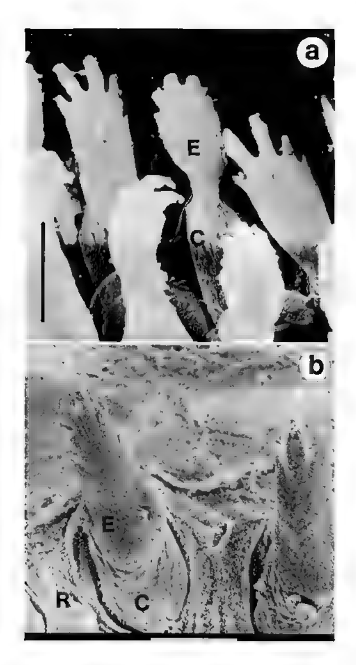


Fig. 4. – Larva de *Bufo fernandezae* en estadio 31. (a) Dientes en P-1 y P-2, desgastados. aspecto modificado de la espátula y del cono de la raíz, 3000 ×; escala: 10 µ. (b) Dientes en P-1 con varias cúspides en la espátula; 2200 ×; escala: 10 µ. C, cono de la raíz, E, espátula; R, pliegue labial.

presenta dos tramos separados por una brecha dorsal mediana. Las hileras P-1 y P-2 son enteras, con extensión desigual. P-2 es más corta que P-1 y se dispone en el borde ventral del disco.

Los dientes labiales, cuando emergen, presentan una espátula alargada, más larga que ancha, con dentículos en número de cuatro a seis. Cuando la espátula presenta cuatro dentículos, la distribución de los mismos es la siguiente: dos dentículos con longitud equivalente, de posición medial, y dos dentículos pequeños de posición lateral. El cuello está poco marcado. El cono de la raíz o base del diente, generalmente no alcanza el largo de la espátula (fig. 3c). Las modas de las medidas son LT = 22 µ y A = 9 µ. Recorriendo las hileras de dientes se pueden hallar dos camadas unidas; la más distal puede mantener el número de dentículos pero con modificaciones en la morfología dentaria. Se acentúa el cuello y las cúspides de los dentículos se hacen romas (fig. 3d, 4a). En las hileras posteriores se hallan espátulas con 5 y 6 dentículos (fig. 4b).

Cavidad oral: piso (fig. 5a)

En el interior del pico córneo inferior se observan pústulas infrarostrales (IR). El piso de la boca está flanqueado por su parte anterior por pequeñas papilas infralabiales (PI). Sobre el esbozo lingual (L) se pueden hallar 4 papilas linguales (PL) simples, altas y cónicas, dispuestas en hilera en un plano transversal a la cavidad oral.

La superficie del piso de la cavidad oral (BFA) está limitada por 3 papilas periféricas (P) altas, ubicadas en los laterales. Entre ellas y en la región posterior de la BFA se encuentran papilas bajas y pústulas. Las hendiduaras bucales (H) son alargadas, elípticas y están orientadas en sentido transversal al eje cefalo-caudal. La escotadura mediana (E) está poco marcada. El velo ventral (V) presenta proyecciones marginales espaciadas y fosetas glandulares (fig. 6).

Cavidad oral: techo (fig. 5b)

El area prenarial es lisa, no presenta papilación. Las coanas (C) son elípticas y están dispuestas oblicuas, con el extremo anterior dirigido hacia el interior de la cavidad oral Las válvulas nasales están poco marcadas. Se halla un par de papilas posnasales (PN) cónicas, anteriores al pliegue lateral. El pliegue lateral (LP) está desarrollado, y cada proyección del mismo presenta el borde dorsal liso, y el borde ventral irregular. El pliegue mediano (M), tiene forma de proyección ventral semicircular cuyo borde libre presenta saliencias escasas. La superficie del techo de la cavidad oral (BRA) está limitada en sus lados por 3 papilas marginales (P), simples y cónicas. El centro de la superficie que delimitan éstas se halla cubierto por pústulas. La región glandular (G) se dispone en forma de V en una banda posterior con fosetas secretoras. El velo dorsal (V) presenta escasas proyecciones marginales en la región mediana y posterior.

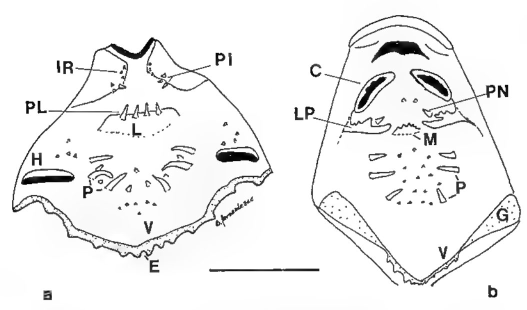


Fig. 5. - Cavidad oral de una larva de *Bufo fernandezae* en estadio 31: (a) piso; (b) techo. Escala: 1 mm. C, coana; E, escotadura mediana; G, región glandular; H, hendidura bucal, IR, pústulas infrarrostrales, L, esbozo lingual, LP, pliegue lateral; M, pliegue mediano; P, papilas periféricas; PI, papila infralabial; PL, papilas linguales, PN, papila postnasal, V, velo.

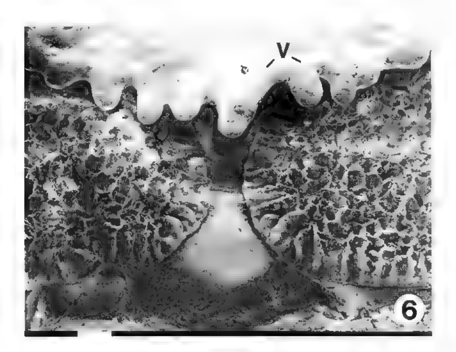


Fig. 6. – Superficie del piso posterior de la cavidad oral; escala: 100 µ. V, velo con proyecciones marginales.

Discusión

De acuerdo con los resultados de este estudio es preciso resaltar aspectos de la coloración y anatomía. La pigmentación in vivo del cuerpo y de la musculatura caudal de *Bufo fernandezae*, durante la prometamorfosis y premetamorfosis, es básicamente de color negro oscuro. Aún cuando pudiera haber variaciones de coloración individuales o en la distribución de los cromatóforos, el pigmento es negro, nunca marrón o parduzco como lo expresan Fernandez (1927) y Gallardo (1987). Más ajustada a la realidad está la descripción del color de los renacuajos que Gallardo (1974: 196-197) esbozó, "negros con puntos dorados y con manchas claras y negras en la aleta caudal". Entre los estadios 31 y 35, la larva de *B. fernandezae* se distingue por su color negro intenso y presenta una característica en la cola que la identifica. Esta tiene apariencia barreada, debido a las manchas que forman parte del borde dorsal de la musculatura de la misma, descritas en este trabajo. Las características aludidas y el escaso tamaño que alcanzan los renacuajos son elementos muy útiles para el reconocimiento de la larva de *B. fernandezae* en el cuerpo de agua. En cuanto a la anatomía externa, surge de este trabajo que la posición de la abertura del tubo cloacal es dextral. Este se origina en la línea media posterior externa del cuerpo y, en su recorrido, se tuerce hacia la derecha, manteniéndose relacionado con la aleta ventral, desde su origen hasta el borde distal de la aleta· por lo tanto podría considerarse dextral y marginal. La aleta ventral contiene a la pared izquierda del tubo cloacal en toda su extensión.

La distribución, el número de las hileras de dientes labiales y la morfología de los dientes labiales de *B. fernandezae* son elementos que distinguen a la larva de *B. fernandezae* del resto de los bufónidos de la Argentina hasta ahora estudiados. En *B. fernandezae* se hallan diferencias marcadas con otras especies del género *Bufo* en cuanto a: (1) la fórmula dentaria; (2) la morfología de los dientes labiales, el número de dentículos que presenta la espátula; y, (3) la densidad relativa de los dientes labiales por hilera. La fórmula dentaria de *B. fernandezae* consta de 4 hileras configuradas en 2(2)/2. Esto la distingue de los otros bufónidos de la Argentina, cuya cantidad de hileras de dientes labiales es 5, ubicadas dos anteriores y tres posteriores, que determinan tres configuraciones 2(2)/3, 2(2)/3(1) y 2/3. La primera y la segunda fórmulas se hallan con más frecuencia en el género *Bufo* (Altig & Johnston, 1986; Gallardo, 1987; McDiarmid & Altig, 1989). En la mayoría de las especies de este género estudiadas con microscopio electrónico de barrido (Inger, 1989; Du Preez, 1992), los dentículos de la espátula se disponen en los bordes distal y laterales. En cambio, en *B. fernandezae* es posible observar a los dientes, cuando recién emergen, con cuatro a seis dentículos en el borde distal de la espátula. En los bufónidos de la fauna argentina, todos los dentículos presentan un tamaño relativo equivalente, pero en *B. fernandezae* existe una tendencia en las hileras anteriores a presentar 4 dentículos con diferente tamaño relativo, siendo los dos mediales los más desarrollados y los que soportarían el máximo de la función dentaria. En las hileras posteriores el patrón de 4 dentículos en la espátula no se manifiesta en todos los dientes. Las características aquí mencionadas podrían sumarse a aquéllas con relevancia suficiente para la identificación de la larva y, en el marco de la búsqueda de una descripción más acabada de la especie, ser consideradas junto a otros elementos con importancia taxonómica.

Viertel (1982) e Inger (1985) hallaron características comunes en la cavidad bucal en *Bufo bufo*, *Bufo calamita* y *Bufo asper* como la presencia de 4 papilas linguales no unidas en la

base y de coanas oblicuas y abiertas en V posteriormente. En *Bufo fernandezae* se halló el mismo número de papilas labiales e igual disposición en las coanas que en los bufónidos aludidos. WASSERSUG & HEYER (1988) manifestaron que la morfología de la cavidad bucal de las larvas de anuros provee información acerca de las adaptaciones a diferentes habitats y a nivel taxonómico. ALTIG & JOHNSTON (1989) plantearon una asociación entre las estructuras bucales sensu lato y el medio en que se desarrollan las larvas. La mayoría de las especies mencionadas, incluyendo a *Bufo fernandezae*, frecuentan ambientes lénticos y bentónicos, y las características halladas en esta especie estarían corroborando el tipo eco-morfológico léntico-bentónico que ALTIG & JOHNSTON (1989) describen para larvas exotróficas.

RESUMEN

Las observaciones del aparato bucal y de la cavidad oral, con microscopios electrónico de barrido y estereoscópico, de la larva de *Bufo fernandezae*, revelaron las siguientes características: el pico córneo está bien desarrollado, presenta dientes en empalizada con una sola cúspide; los dientes labiales son cortos, con 4 a 6 dentículos; una amplia separación existe entre los dientes labiales en cada hilera; la arena del piso de la boca tiene 4 papilas simples en cada borde lateral, además de pústulas y papilas bajas en el interior del arena; los bolsillos bucales son transversales; 4 papilas linguales están presentes en una hilera anterior; el arena del techo de la boca tiene 3 papilas marginales en cada lado, y pústulas en el interior; las coanas se ubican de manera oblicua; los pliegues mediano y lateral están bien desarrollados. Se incluyen caracteres larvales externos de *B. fernandezae*.

LITERATURA CITADA

ALTIG, R., 1970 – A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. *Herpetologica*, **26**: 108-207.

ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F., 1986 – Major characteristics of free-living anuran tadpoles. *Smithsonian herp. Inf. Serv.*, **67**: 1-75.

----- 1989 – Guilds of anuran larvae. relationships among developmental modes, morphologies and habits. *Herp. Mon.*, **3**: 81-109

CEI, J. M., 1980 – Amphibians of Argentina. *Monit. zool. ital.*, (n.s.), *Mon.*, **2**: i-xii + 1-609.

DEUNFF, J. & BEAUMONT, A., 1959. – Histogénèse des dents et du bec cornés ches les larves de *Discoglossus pictus* Otth. *C. r. Soc. Biol.*, **153**: 1162-1164

DU PREEZ, L. H., 1992 – Can the keratodont ultrastructure of larval anurans be used as a taxonomic character? *Electr. micr. Soc. S. Africa*, **22**: 111-112.

FERNANDEZ, K., 1927. – Sobre la biologia y reproducción de batracios argentinos. Segunda parte. *Bol. Acad. nac. Ci. Córdoba*, **29**: 271-320

FIORITO DE LOPEZ, L. E. & ECHEVERRIA, D. D., 1984. Morfogenesis de los dientes larvales y pico córneo de *Bufo arenarum* (Anura, Bufonidae). *Rev. Mus. arg. Ci. nat. Bernardino Rivadavia, Zool.*, **13** (60): 573-578.

GALLARDO, J. M., 1957. – Las subespecies argentinas de *Bufo granulosus* Spix. *Rev. Mus. arg. Ci. nat. Bernardino Rivadavia, Zool.*, **3** (6). 337-374.

----- 1974. – *Anfibios de los alrededores de Buenos Aires*. Buenos Aires, Eudeba: 1-231

----- 1987. – *Anfibios argentinos. Guía para su identificación*. Buenos Aires, Editorial Biblioteca Mosaico: 1-98.

GOSNER, K. L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**. 183-190

INGER, R. F., 1985. – Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana, Zool.*, (n.s.), **26**: 1-89.

----- 1989. Four new species of frogs from Borneo. *Malayan Nat J*, **42**: 229-243

KEHR, A. & WILLIAMS, J. D., 1990. Larvas de anuros de la República Argentina. *Cuad. Herp. AHA, Mon.*, **2**: 1-44.

LANGONE, A J., 1994 – *Ranas y sapos del Uruguay Reconocimiento y aspectos biológicos.* Uruguay, Intendencia Municipal de Montevideo, Museo Dámaso A. Larrañaga, Serie de Divulgación, **5**: 1-123

MCDIARMID, R. W & ALTIG, A , 1989. Description of a bufonid and two hylid tadpoles from western Ecuador. *Alytes*, **8** (2): 51-60.

VIERTEL, B., 1982. – The oral cavities of central European anuran larvae (Amphibia): morphology, ontogenesis and generic diagnosis. *Amphibia-Reptilia*, **4**: 327-360.

WASSERSUG, R. J., 1976. – Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **48**: 1-23

WASSERSUG, R. J. & HEYER, W. R., 1988. – A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contr. Zool*, **457**: 1-99.

Corresponding editor: Ronald G. ALTIG.

Comments on the larvae of the Argentine species of the genus *Crossodactylus* (Leptodactylidae, Hylodinae)

Julián Faivovich

División Herpetologia,
Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia",
Angel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina
E-mail: julfai@muanbe.gov.ar

The tadpole of *Crossodactylus schmidti* is redescribed. Among other characteristics, the shape of the spiracle, the visibility of lateral line system, and the absence of a constriction behind the eyes differentiates it from the other known larvae of the genus. The tadpole previously referred to *Crossodactylus dispar* from Misiones, Argentina, is actually that of *Hyla semiguttata*.

Introduction

The 10 species in the genus *Crossodactylus* are distributed from northeastern Brazil to northern Argentina (Carcerelli & Caramaschi, 1992; Bastos & Pombal, 1995). Two species were reported from Argentina: *Crossodactylus dispar* (Lutz, 1925; type locality: "Fazenda do Bonito, Serra da Bocaina, São José do Barreiro, São Paulo, Brasil") and *Crossodactylus schmidti* (Gallardo, 1961; type locality: "Yacú-poí, sobre Río Urugua-í, 30 km al E de Puerto Libertad, Misiones, Argentina").

The tadpole of *C. schmidti* was briefly described by Gallardo (1961) and its internal oral morphology was treated by Wassersug & Heyer (1988). The larva of *C. dispar* was described by Cei & Roig (1961) and Bokermann (1963). The larvae of both species are scarce in Argentine collections and only consist of the material from which the original descriptions were based

Recent field work in the province of Misiones, Argentina, and a review of the existing material in the collection of the Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" led to the discovery of some mistakes and confusions in the original descriptions of these larvae and suggested the need for a redescription of the tadpole of *Crossodactylus schmidti*.

MATERIAL AND METHODS

All the studied material is deposited in the collection of the División Herpetología of the Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN). Measurements were taken according to LAVILLA & SCROCCHI (1986) with a "Max-Cal" digital calliper under a stereomicroscope. The terminology used for the description is that of VAN DIJK (1966), keratodont formulae are given according to DUBOIS (1995), and developmental stages were determined according to GOSNER (1960). Symbols used throughout the paper are: x for the mean and s for the standard deviation.

The following specimens of *Crossodactylus schmidti*, all from the province of Misiones (Argentina), were examined: MACN 2944 (10 larvae and a glass tube with eggs), Depto. Iguazu, Campamento Yacú-Poí, 30 km al este de Puerto Libertad, 10 February – 1 March 1951, collectors J. CRANWELL and J. M. GALLARDO, MACN 36757 (10 measured larvae), MACN 36758 (14 larvae), MACN 36759 (20 larvae) and MACN 36760 (23 larvae), Depto. Guarany, San Vicente, km 1272, Ruta Nacional 14, Campo Anexo INTA "Cuartel Rio Victoria", 21-23 January 1996, collectors J. FAIVOVICH, M. I. EVIA and D. ARRIETA.

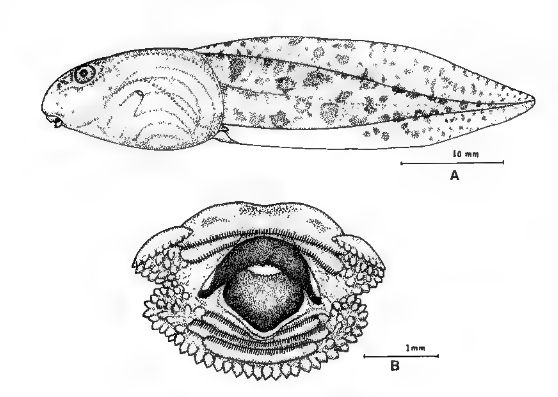


Fig. 1 – Lateral view of the body (top) and oral disc (bottom) of a tadpole of *Crossodactylus schmidti*, stage 31 (MACN 36757.1).

RESULTS

All the material studied by GALLARDO (1961) is deposited under the number MACN 2944. Of the ten tadpoles examined by GALLARDO, just three belong to *Crossodactylus schmidti*; the other seven are very similar to the larvae of *Hyla semiguttata* but differ from them by the absence of a keratodont row in the mental region (four rows instead of five). In spite of the previous identification of these larvae, it is very clear that they are not *C. schmidti*. This mixture in GALLARDO's material explains the observed ontogenetic variation in the number of keratodont rows commented upon by the author: "Dentary formulae: 1:1-1/4 (on larvae without limbs), 1:1-1/1-1·2 (on bigger larvae)". In this material, the larvae with a keratodont formula 1:1-1/4 are the "bigger larvae", and those with a formula 1:1-1/1-1:2 are the "larvae without limbs".

DESCRIPTION OF THE TADPOLE OF *CROSSODACTYLUS SCHMIDTI* (FIG. 1)

The preservation of the three tadpoles from GALLARDO's material is very poor. Therefore, for this redescription, recently collected material was used. The new material consists of 10 measured specimens (MACN 36767) plus additional specimens included under the numbers MACN 36758-60. Species identification of these tadpoles is based on the presence of an almost complete ontogenetic series (e.g , MACN 36760). Some measures are given in tab. 1.

Larvae between stages 31 and 36 have a total length ranging from 46.0 to 50.7 mm ($x = 48.6$, $s = 1.7$). The body is subovoid in dorsal view and slightly depressed in profile. The maximum width is located posterior to the spiracle, although in a few specimens the width is constant before and behind this location. The ventral contour of the body is convex; the branchial portion is flat. The snout is rounded in dorsal view and subovoid in profile. The lateral line system is visible.

The dorsolateral nostrils are subcircular or subovoid, with an epidermal rim less pigmented than the rest of the snout; the internarial distance is about equal to the distance between each nostril and the tip of the snout and is 1.8 times longer than the distance to the eyes. The diameter of the dorsolateral eyes equals 90 % of the interocular distance and 24 % of the body width at the level of the eyes.

The mouth is ventral and subterminal. The oral disc has intraangular margins; its width equals 34 % of the maximum body width. There is a rostral gap that equals 0.57 times the maximum width of the oral disc. The marginal papillae are conical, simple, and present in a single row, but in the mental portion they are biserial. On the immediately neighboring regions of the rostral gap, the papillae become progressively more rounded until they disappear. The intramarginal papillae have a conical shape, vary in size, and are irregularly distributed on the margins of the keratodont rows.

The keratodonts have a distribution that follows the formula 1:1+1/1+1:2. They have a subcylindrical shape and are completely keratinized. The free tips are curved orally and can be bi- or tricuspate. The suprarostrodont is thickened medially and has thin lateral margins. It

Tab. 1. - Measurements (mm) of 10 larvae of *Crossodactylus schmidti* at stages 31- (MACN 36757). *x*: mean; *s*: standard deviation.

Measurement	$x \pm s$	Range
Total length	48.6 ± 1.6	46.0-50.7
Body length	18.0 ± 0.5	17.5-19.0
Tail length	30.8 ± 1.7	27.9-33.7
Maximum body height	9.2 ± 0.3	8.6-9.9
Body width	11.1 ± 0.7	10.1-11.9
Oral disc width	3.8 ± 0.3	3.5-4.5
Rostral gap width	2.2 ± 0.1	2.1-2.4
Extraocular distance	5.8 ± 0.3	5.4-6.4
Left eye diameter	2.2 ± 0.1	2.0-2.3
Internarial distance	3.1 ± 0.2	2.9-3.4
Interocular distance	2.5 ± 0.2	2.3-2.8
Maximum caudal fin height	9.6 ± 0.6	9.0-10.8
Maximum caudal musculature height	6.0 ± 0.4	5.4-6.7
Left eye - nostril distance	1.7 ± 0.1	1.5-1.8
Body width (plane of nostrils)	6.4 ± 0.4	5.8-6.9
Body width (plane of eyes)	9.1 ± 0.4	8.6-9.9
Extranarial distance	3.8 ± 0.2	3.4-4.1
Rostrospiracular distance	10.4 ± 0.5	9.9-11.2
Rostronasal distance	2.9 ± 0.2	2.5-3.1

is heavily pigmented with the exception of the superior lateral margins where pigmentation is absent. The free margin is concave and bears serrations with highly variable distribution; in some specimens they cover the whole free margin, while in others they are developed only on the medial portion In many larvae the serration that is located in the center of the free margin is larger than the others. The infrarostrodont is a massive and heavily pigmented structure of uniform width. The free margin is concave and completely serrated with serrations of irregular sizes.

The spiracle is sinistral and visible dorsally, it arises below the mid-line of the body and is oriented posterodorsally The aperture is oval. The rostrospiracular distance is 0.57 times the body length.

The tail length equals 0.63 times the total length and 1.7 times the body length. The maximum height of the caudal musculature is less than the maximum body height. The caudal fin height is about equal to the maximum body height. The ventral fin is subparallel to the longitudinal body axis and is curved at the distal third of the tail; the dorsal fin is curved. Both fins originate at the base of the tail, the dorsal fin is higher than the ventral. The proctodeal tube is dextral and oriented posteriorly; it is conical in shape and has a circular aperture; it covers the origin of the ventral fin.

In life, the dorsum of the brownish tadpoles varies in a pattern that is very similar to the bottom of the streams. The tail is lighter than the body and has dark, irregular mottling on the musculature, dorsal fin, and the distal third of the ventral fin. Ventrally, the visceral and branchial structures are visible through the skin.

The larvae were collected in shallow forest streams; the bottom was alternatively covered by stones or lime. The tadpoles were syntopic with larvae of *Hyla semiguttata*.

THE TADPOLE OF *CROSSODACTYLUS DISPAR*

The larva of *Crossodactylus dispar* was described by CEI & ROIG (1961) from material collected in San Pedro, Misiones, Argentina, and later by BOKERMANN (1963) from material from Paranapiacaba, São Paulo, Brasil (without any reference to the former paper). Looking at the illustrations presented, it soon becomes clear that the larvae assigned to *C. dispar* in these two publications are very different. In fact, all the subsequent Brazilian authors that have treated the larvae of the genus (e.g., FRANCIONI & CARCERELLI, 1993) referred to the paper of BOKERMANN and omitted that by CEI & ROIG (1961).

CEI & ROIG (1961) based their description on five specimens that are now housed in the collection of the Instituto de Biologia Animal, Universidad Nacional de Cuyo (IBA-UNC) and could not be examined However, from the description and illustrations presented by them and by CEI (1980), it can be seen that the oral disc of at least the same tadpole that was illustrated in each paper is very similar, both in the distribution of papillae on the angular zone and in the keratodont row formula, to that of the tadpole of *Hyla semiguttata* (see FAIVOVICH, 1996). The only differences can be attributed to the quality of the drawings. The other four tadpoles probably do not belong to *Crossodactylus*.

Finally, the identity of the specimen on which WASSERSUG & HEYER (1988) described the oral cavity of the larvae of *Crossodactylus schmidti* should be reviewed. These authors stated that the specimen was identified with the description of the larva of this species given by CEI (1980), who was following GALLARDO (1961), and therefore its identity is likely to be confused

Discussion

The larvae of five *Crossodactylus* species have been described so far: *Crossodactylus bokermanni* (Caramaschi & Sazima, 1985); *Crossodactylus dispar* (Bokermann, 1963); *Crossodactylus gaudichaudii* (Francioni & Carcerelli, 1993); *Crossodactylus schmidti* (this paper); *Crossodactylus trachystomus* (Caramaschi & Kisteumacher, 1989). Francioni & Carcerelli (1993) did a careful comparison between the tadpole of *C. gaudichaudii* and the other known larvae. Probably because they only had the description of Gallardo (1961), these authors stated that they did not find differences between the tadpoles of *C. gaudichaudii* and *C. schmidti*.

According to the characterization given here, the tadpole of *C. schmidti* is differentiated from that of *C. gaudichaudii* by the presence of pigmentation on the ventral fin and visible lateral line (also, in the illustration presented by Francioni & Carcerelli, 1993, the rostral gap seems to be wider than in *C. schmidti*). In comparison with the other known larvae, it differs from the tadpoles of *C. trachystomus* and *C. bokermanni* by the shape of the spiracle (according to the respective illustrations, in these species it would be subtriangular whereas in *C. schmidti* it has a cylindrical shape); also as indicated in the corresponding illustration (there are no references in the description), the tadpole of *C. bokermanni* possesses no intramarginal papillae. Lastly, the absence of a constriction behind the eyes easily differentiates the larva of *C. schmidti* from that of *C. dispar*.

Caramaschi & Kisteumacher (1989) stated that the larvae of the genus *Crossodactylus* are poorly differentiated morphologically. The comparisons made by Francioni & Carcerelli (1993) and the one presented above clearly indicate that the larvae of *Crossodactylus* have characters that can be potentially useful for the diagnosis of the different species.

Resumen

Se redescribe la larva de *Crossodactylus schmidti*. Entre otros caracteres, la forma del espiráculo, la línea lateral visible y la ausencia de una constricción detrás de los ojos permite diferenciarla de las otras larvas conocidas del género. El material de larvas previamente asignado a *C. dispar* de Misiones, Argentina, corresponde a *Hyla semiguttata*.

Acknowledgements

I thank Dr. E. O. Lavilla, Prof. G. R. Carrizo, Dr. F. Lobo, and Lic. J. C. Fernicola for reading and discussing the manuscript. G. R. Carrizo is the author of the illustration. Dr. J. Pombal, Jr kindly sent me copies of papers otherwise impossible to find in Argentina. My friends, M. I. Evia and D. Arrieta, were excellent companions in the field. Mr F. Fernandez and his family provided logistical support during the fieldwork in San Vicente, Misiones. The quality of the English version of this manuscript was greatly increased with the help of M. Ramirez, D. Pol and C. Iujvidin.

LITERATURE CITED

BASTOS, R P & POMBAL, Jr , J. P., 1995 – New species of *Crossodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of southeastern Brasil. *Copeia*, **1995**. 436-439.

BOKERMANN, W. C. A., 1963. – Girinos de anfibios brasileros. 2 (Amphibia, Salientia). *Rev. bras. Biol.*, **23**: 349-353.

CARAMASCHI, U & KISTEUMACHER, G., 1989. – O girino de *Crossodactylus trachystomus* (Reinhardt e Luetken, 1862) (Anura, Leptodactylidae). *Rev. bras. Biol.*, **49**: 237-239.

CARAMASCHI, U. & SAZIMA, I., 1985. – Uma nova espécie de *Crossodactylus* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). *Rev. bras. Zool.*, **3**: 43-49.

CARCERELLI, L C. & CARAMASCHI, U , 1992. – Ocorrência do gênero *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841 no nordeste brasileiro, con descrição de duas especies novas (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Rev. bras. Biol.*, **52**: 415-422.

CEI, J. M., 1980 – Amphibians of Argentina. *Monit zool ital*, (n.s.), *Mon.*, **2**: i-xii + 1-609

CEI, J. M. & ROIG, V. G., 1961. – Batracios recolectados por la expedición biológica Erspamer en Corrientes y selva oriental de Misiones. *Notas biol Fac Cien. exp. fis. nat. Univ nac. Nordeste, Corrientes* (Zool.), **1**: 1-40.

DUBOIS, A., 1995. Keratodont formulae in anuran tadpoles: proposals for a standardization. *J. zool Syst. Evol Res.*, **33** (1): I-XV.

FAIVOVICH, J., 1996. La larva de *Hyla semiguttata* A. Lutz, 1925 (Anura, Hylidae) *Cuad Herp.*, **9** 61-67.

FRANCIONI, E. & CARCERELLI, L. C., 1993. – Descrição do girino de *Crossodactylus gaudichaudii* Duméril & Bibron, 1841 (Anura, Leptodactylidae). *Mem. Inst Butantan*, **55**: 63-67.

GALLARDO, J. M., 1961. – Anfibios de Misiones con la descripción de una nueva especie de *Crossodactylus Neotropica*, **7**: 33-38.

GOSNER, K. L., 1960. - A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

LAVILLA, E. O. & SCROCCHI, G. J., 1986. Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis*, **44B**: 39-43.

LUTZ, A., 1925. – Batraciens du Brésil. *C. r. Soc. Biol*, **93**: 137-139.

VAN DIJK, D. E., 1966. – Systematics and field keys to the families, genera and described species of South Africa anuran tadpoles. *Ann. Natal Mus.*, **18**: 231-286.

WASSERSUG, R. J. & HEYER, W. R., 1988. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithson Contrib Zool.*, **457**: i-iv + 1-99.

Corresponding editor: Ronald G. ALTIG

Alytes, 1998, **16** (1-2): 68-76.

Sobre la presencia de *Pleurodema guayapae* Barrio, 1964 (Anura, Leptodactylidae) en Bolivia

Ignacio De la Riva * & Lucindo Gonzales **

* Museo Nacional de Ciencias Naturales, C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España
E-mail. mcnr3a@fresno.csic.es

** Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", Casilla 2489,
Santa Cruz de la Sierra, Bolivia
E-mail: lgonzales@museo.scz net

Two well-known species of *Pleurodema*, *Pleurodema cinereum* and *Pleurodema marmoratum*, have been reported from Bolivia hitherto. The taxonomically problematic species *Pleurodema borelli* could occur as well. A fourth species, *Pleurodema guayapae*, is reported here for the first time, from the Chacoan region of the Department of Santa Cruz. It was previously known only from dry, salty flats in central Argentina, around 1000 km apart from the Bolivian population. Superficially, Argentinian and Bolivian specimens are quite similar, but the systematic status of the Bolivian population deserves further examination. The existence of at least two allopatric sets of populations of *P. guayapae* indicates that the species had a broader distribution in the past; climatic Pleistocene changes can account for its present range.

Introducción

El género *Pleurodema* Tschudi, 1838 está constituido por 12 especies distribuidas desde Panamá central hasta el Estrecho de Magallanes (Frost, 1985). Ninguna especie es propia del bosque tropical húmedo, sino que todas son habitantes principalmente de medios relativamente abiertos, en ocasiones áridos y/o fríos, y zonas templadas sometidas a fuerte estacionalidad, de modo que la temporada de reproducción es corta, y a veces las condiciones ideales para el apareamiento y puesta de huevos se dan sólo unos pocos días al año. Así, la mayoría de las especies presenta reproducción de tipo explosivo.

La distribución del género *Pleurodema* es llamativa por su amplitud geográfica y el hecho de que esté ausente de la Cuenca Amazónica La diversidad más alta se da en Argentina, donde se encuentran nueve especies, de las cuales hasta tres pueden ser halladas en simpatría. En Bolivia son conocidas dos especies de *Pleurodema* (De la Riva, 1990): *Pleurodema marmoratum* (Duméril & Bibron, 1841), que habita la puna y el altiplano desde el sur de Perú

al norte de Argentina y Chile, y *Pleurodema cinereum* Cope, 1877, que es también un habitante de la puna, altiplano y valles secos, desde el sur de Perú al noroeste de Argentina. Una tercera especie, *Pleurodema borelli* (Peracca, 1895), ha sido considerada por algunos autores como un sinónimo de *P. cinereum* (Parker, 1927; De la Riva, 1990; McLister et al., 1991), pero no por otros (Gallardo, 1968, 1987; Duellman & Veloso, 1977; Cei, 1980; Frost, 1985; Lavilla, 1992; Straneck et al., 1993). De hecho, *P. borelli* y *P. cinereum* son formas extraordinariamente parecidas desde el punto de vista de la morfología. *P. borelli* en Argentina ocuparía desde las tierras bajas del chaco hasta altitudes de 3000 m (Cei, 1980), mientras que *P. cinereum* sería una forma ligada exclusivamente a las alturas. Como ya fue apuntado por Duellman & Veloso (1977), resulta difícil pensar que poblaciones que viven en la fría puna a 4500 m puedan ser conespecíficas con las del tórrido chaco de las tierras bajas. Sin embargo, McLister et al. (1991), después de un estudio electroforético y bioacústico de ambas formas, concluyeron que existe una sola especie, *P. cinereum*. El tema no está zanjado y se necesitan trabajos sistemáticos más detallados que permitan dilucidar la posición taxonómica de ambas formas, para lo cual será fundamental el estudio de las poblaciones de valles mesotérmicos de alturas intermedias. Si *P. borelli* es una especie distinta, entonces tres especies han sido registradas en Bolivia, ya que Peracca (1897) registró *P. borelli* en Aguairenda (provincia Gran Chaco, departamento Tarija); *P borelli* y *P. cinereum* serían especies crípticas. Este no sería el único caso dentro del género *Pleurodema*. Barrio (1964) describió *Pleurodema guayapae*, una especie muy semejante a *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861), de la que se distingue por la carencia de tímpano externo. Dicho autor encontró que ambas especies, pese a su parecido, poseen llamadas de apareamiento completamente diferentes. *Pleurodema guayapae* vive en las inmediaciones de salares y zonas semidesérticas en la zona de confluencia de las provincias argentinas de Catamarca, Córdoba, La Rioja y Santiago del Estero, y su distribución cae de lleno dentro de la de una tercera especie próxima, *Pleurodema tucumanum* Parker, 1927. Estas tres especies, junto con *Pleurodema marmoratum* y *Pleurodema diplolister* (Peters, 1870), del nordeste de Brasil, se caracterizan por la ausencia de glándulas lumbares, y todas, excepto *P. marmoratum*, realizan puestas en nidos de espuma flotantes en charcos estacionales, lo cual representa una adaptación a la vida en áreas muy secas y con fuerte estacionalidad, como son el chaco, el monte y el espinal. *Pleurodema guayapae* es la especie con distribución más restringida de las tres.

Durante un estudio del material de anfibios de Bolivia en la colección herpetológica del American Museum of Natural History de New York (AMNH), el primer autor encontró tres ejemplares de lo que a todas luces parecía ser *P. guayapae*, provenientes de La Brecha, una localidad de la región de Izozog, en el chaco del departamento de Santa Cruz, Bolivia. Posteriormente, el segundo autor comunicó al primero la existencia de la especie en el área, basándose en un ejemplar depositado en la colección del Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (NK), tras lo cual colectó varios ejemplares en la zona, confirmándose definitivamente la presencia de la especie en el país. En este trabajo nos proponemos describir someramente esta población y comentar las implicaciones biogeográficas de su inesperada presencia a más de 1000 km de la población más cercana

Material y métodos

Los ejemplares colectados fueron fijados con formalina al 10 % y posteriormente conservados en etanol al 70 %. Las medidas fueron efectuadas con calibres digitales hasta una precisión de 0.1 mm, y se tomaron del siguiente modo: LHA (longitud hocico-ano), distancia entre el extremo del hocico y el borde proximal de la abertura anal; LT (longitud de la tibia), distancia máxima entre el talón y la rodilla; LP (longitud del pie), distancia entre el borde proximal del tubérculo metatarsal externo y la punta del cuarto dedo del pie; LC (longitud de la cabeza), distancia entre la comisura bucal y el extremo del hocico; AC (anchura de la cabeza), distancia entre las comisuras bucales; AP (anchura del párpado superior), distancia máxima entre el borde externo del párpado superior y su borde interno o unión con la parte superior de la cabeza; DIO (distancia inter-orbital), distancia mínima entre los bordes internos de los párpados superiores, DON (distancia ojo-narina), distancia entre el borde anterior del ojo y el borde posterior de la narina; DIN (distancia inter-narinas), distancia entre los bordes mediales de las narinas; DO (diámetro del ojo), distancia entre los bordes anterior y posterior del ojo La muestra boliviana estudiada está compuesta por 14 ejemplares (NK A 3179, A.3243-52; AMNH A.144386-88) que fueron comparados con dos ejemplares argentinos pertenecientes a la colección de la Fundación Miguel Lillo, de Tucumán, Argentina (FML 01810, de km 1030, Ruta 38, próximo a Chamical, Dpto. Gobernador Gordillo, La Rioja, y FML 04898, de Lucio Mansilla, Dpto. Tulumba, Córdoba).

Resultados

Descripción de la población boliviana de *Pleurodema guayapae*

Las medidas de todos los ejemplares examinados se exponen en la tab 1. En general, la muestra es bastante homogénea. Los ejemplares bolivianos (fig. 1) presentan pústulas bajas redondeadas en el dorso, que no son tan evidentes en los argentinos, los cuales carecen asimismo de una glándula post-comisural tan marcada. Los tres especímenes del AMNH son similares en aspecto. El macho AMNH A.144380 tiene la garganta poco pigmentada y carece de callosidades nupciales. El color general del dorso varía de beige grisáceo a pardo claro, con pequeñas manchas oscuras irregulares, especialmente rodeando las pústulas, y pudiendo formar un difuso patrón escapular en forma de paréntesis invertidos.

Se hizó la disección de la región ótica derecha del ejemplar AMNH A.144387 para ver la condición interna del tímpano. El anillo timpánico es incompleto, faltando el tercio postero-superior. Los dos tercios posteriores del tímpano están ocultos tras el *m. depressor mandibulae*; la extracolumela es oval, y ocupa una gran porción del tímpano; el plectro está parcialmante tapado por el *m. cucullaris.* En general, esta morfología corresponde a la descrita por Barrio (1964), aunque en los ejemplares argentinos estudiados por dicho autor, la distancia de la extracolumela al anillo timpánico supone aproximadamente la mitad de la distancia existente entre el borde de la extracolumela y su centro (Barrio, 1964: 483), mientras que en el ejemplar boliviano examinado dichas distancias son aproximadamante iguales.



Fig. 1. – Ejemplar boliviano de *Pleurodema guayapae*.

Distribución y ecología

Pleurodema guayapae es conocida en Bolivia en cuatro localidades bastante próximas entre sí, todas ellas en el Departamento de Santa Cruz, Provincia Cordillera (fig. 2). Dichas localidades, ordenadas de norte a sur, son: Aguaraigua (19°24'S, 62°31'O), La Brecha (19°30'S, 62°33'O), Ibasiriri (19°32'S, 62°33'O) y Yapiroa (19°36'S, 62°34'O). Las cuatro se hallan a orillas del río Parapetí, la primera de ellas en su margen derecho y las otras tres en el izquierdo. Desde esta zona, el río Parapetí sigue su curso en dirección noroeste para desparecer en la región pantanosa de los Bañados del Izozog. En general, estas localidades se asientan sobre llanuras aluviales antiguas compuestas por aridisoles, inceptisoles, alfisoles y vertisoles, con condiciones de fertilidad, textura y drenaje variadas (Jakob & Guaman, 1995). El área general se ubica en la zona de vida de Holdridge (1975) del "Monte Espinoso Templado", y las especies vegetales dominantes son *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bromelia serra*, *Browningia caineana*, *Chorisia insignis* y *Ruprechtia triflora*. En las localidades citadas se encuentra bosque muy bajo deciduo, bosque ribereño bajo deciduo y vegetación ribereña secundaria (Cartens, 1995).

Los ejemplares de la colección del Museo Noel Kempff estaban en charcas estacionales formadas en áreas antrópicas, dentro o cerca de los pueblos, en general en lugares con muy poca vegetación y bastante expuestos al sol. En Ibasiriri, el 16 de octubre de 1996 se encontró un ejemplar macho cantando en una charca a la orilla de un camino, junto a *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 y *Bufo granulosus* Spix, 1824 (A. Arambiza, comunicación perso-

Tab. 1. - Medidas de 14 ejemplares bolivianos y dos argentinos de *Pleurodema guayapae*, ordenados de mayor a menor tamaño. M, macho; H, hembra; J, juvenil. LHA, longitud hocico-ano, LT, longitud de la tibia; LP, longitud del pie; LC, longitud de la cabeza; AC, anchura de la cabeza, AP, anchura del párpado superior; DIO, distancia inter-orbital; DON, distancia ojo-narina; DIN, distancia inter-narinas; DO, diámetro del ojo.

Especimen	Sexo	LHA	LT	LP	LC	AC	AP	DIO	DON	DIN	DO
NK A.3244	M	44.5	15.6	16.8	11.3	17.0	4.5	3.5	3.3	2.3	4.4
AMNH A.144386	H	44.3	14.5	16.9	11.0	16.0	3.8	3.8	3.2	2.5	4.7
AMNH A.144387	M	40.7	13.6	16.5	11.1	17.1	4.0	3.9	3.3	2.6	4.8
AMNH A.144388	M	40.7	13.5	16.4	10.8	16.3	3.7	4.1	3.3	2.5	4.7
NK A.3243	M	37.9	13.9	15.6	10.9	16.0	4.2	3.1	3.1	2.5	4.4
NK A.3246	M	37.8	13.6	15.0	10.6	15.2	4.3	3.2	3.1	2.1	4.6
NK A.3249	H	36.4	12.9	15.5	10.5	14.9	4.1	2.4	3.2	2.1	4.5
NK A.3247	M	35.4	12.9	14.2	10.1	14.7	4.0	2.6	3.1	2.1	4.2
NK A.3179	H	34.8	13.1	13.3	10.0	13.9	3.5	3.0	3.1	2.4	4.4
NK A.3250	H	32.8	12.2	13.8	10.2	12.9	4.0	2.5	2.8	1.9	4.7
NK A.3248	H	32.6	12.0	12.7	9.8	12.7	3.6	2.5	2.8	1.9	3.9
NK A.3251	H	30.1	10.5	12.5	9.1	12.4	3.4	2.6	2.8	1.9	3.8
NK A.3245	J	27.3	10.7	11.4	7.9	11.0	3.1	2.3	2.3	1.7	3.4
NK A.3252	J	26.5	10.8	11.4	8.3	11.0	3.2	2.2	2.3	1.7	3.2
FML 04898	H	42.2	14.5	15.3	11.2	15.8	4.8	2.6	2.8	2.3	5.1
FML 01810	M	41.9	15.2	15.6	11.6	15.7	3.2	3.7	3.7	2.2	4.5

nal). En Aguaraigua, el 6 de diciembre de 1996, en una charca junto a una bomba de agua, cantaban *P. guayapae* y *Physalaemus biligonigerus* (Cope, 1861); *P. guayapae* era abundante y se observaron algunas parejas en amplexo (F. Soria, comunicación personal). En Yapiroa, el 5 de marzo de 1997, se encontró un juvenil en el patio de la posta sanitaria. Tres días después, tras una fuerte lluvia de una hora se formaron varias charcas en la cancha de fútbol (completamente desprovista de vegetación) y alrededores, y allí se encontraron varios juveniles y algunos adultos, sin vocalizar, junto a algunos individuos de *P. biligonigerus, Bufo paracnemis* Lutz, 1925, *B. granulosus* y *L. bufonius*. Los juveniles encontrados van desde muy pequeños (aparentemente recién metamorfoseados) hasta subadultos. Todas estas observaciones apuntan a que la época de reproducción empezaría con las primeras lluvias de octubre, prolongándose quizá hasta enero o febrero.

Discusión

El hallazgo de *Pleurodema guayapae* en Bolivia provoca perplejidad. Hasta donde sabemos, su límite norte de distribución en Argentina está en Matará, en la provincia de Santiago del Estero (28°06'S, 63°12'O) (Gallardo, 1968), y distante en línea recta 1000 km

de Yapiroa. La herpetofauna de la región chaqueña de las provincias argentinas de Santiago del Estero, Tucumán y Salta (la última, fronteriza con Bolivia) ha sido bastante estudiada desde hace tiempo, habiendo además algunas aportaciones recientes a su conocimiento (Lavilla & Scrocchi, 1991; Cruz et al., 1992; Lavilla et al.,1995), y en tal zona jamás ha sido hallada esta especie, de modo que la posibilidad de que la misma forme una población continua en Argentina y Bolivia está prácticamente descartada. Así mismo, *P. guayapae* tampoco ha sido jamás registrada en Paraguay. Por tanto, sólo cabe concluir que *P. guayapae* presenta (al menos) dos grandes grupos de poblaciones alopátricas, uno en el Chaco Boreal boliviano y otro en la confluencia de las provincias argentinas de La Rioja, Catamarca, Córdoba y Santiago del Estero (fig. 2), separados por unos 1000 km. Esta distribución es bastante coincidente con la de otro anfibio chaqueño, *Lepidobatrachus llanensis* Reig & Cei, 1963, si bien dicha especie no ha sido aún citada en Bolivia, donde su presencia es esperada (De la Riva, 1990), y se conoce sólo de una localidad de Paraguay (Faivovich, 1994). Cei (1955*a-b*) ya llamó la atención sobre la presencia de fauna característicamente chaqueña en las zonas de los salares de La Rioja, Córdoba y Santiago del Estero. La caracterización fisiográfica y biogeográfica de la región chaqueña es complicada y variable dependiendo de los aspectos que se consideren. Entre los anfibios, hay especies de amplia distribución en la región, que son tolerantes a un más amplio espectro de condiciones ambientales, y que se extienden incluso a las provincias fitogeográficas del Monte y el Espinal por el sur y/o hasta las caatingas brasileñas por el nordeste (Gallardo, 1979). Sin embargo, otras especies presentan distribuciones mucho más restringidas, y entre ellas destaca la de *P. guayapae* en Argentina. Bridarolli & Di Tada (1994), en referencia a los patrones de distribución de los anfibios anuros de la región central argentina, los dividieron en seis grupos y ubican a *P. guayapae* en dos de ellos: por un lado, en un grupo en el que se engloban un gran número de especies típicamente chaqueñas y que ocupan una gran área y, por otro, en un grupo compuesto por sólo seis especies ocupando el bolsón de las Salinas Grandes y la cuenca de la Mar Chiquita, donde predominan ambientes salinos y vegetación halófila. Estos ambientes no se corresponden exactamente con los de la región boliviana en que se encuentra *P. guayapae*. Dada la escasa capacidad de dispersión de los anfibios, es claro que poblaciones alopátricas como las que nos ocupan representan un relicto de una distribución más amplia en el pasado. Las razones para la distribución actual hay que buscarlas en la historia paleoclimática de las regiones templadas de Sudamérica. Barrio (1964) sugirió que *P. guayapae* habría evolucionado en el Pleistoceno a partir de alguna población aislada de *P. nebulosum* y habría invadido posteriormente parte del área de distribución de dicha especie. Duellman & Veloso (1977) propusieron que, en el Plioceno tardío, las especies de *Pleurodema* de tierras bajas sin glándula lumbar se habrían ya diferenciado en un grupo norteño que daría *P. diplolister* en las Caatingas, y uno sureño que divergiría primero en una especie adaptada a medios relativamente húmedos dentro de la paleoflora chaqueña del Terciario (Solbrig, 1976), *P. tucumanum*, y en un grupo más al sur, adaptado a condiciones más xéricas. Este grupo, durante el Pleistoceno, se habría visto fragmentado debido a barreras montañosas (por ejemplo, la Sierra del Valle Fértil) y ríos, y habría dado como resultado las especies *P. guayapae* y *P. nebulosum*. Este modelo deja de ser satisfactorio en el momento en que *P. guayapae* aparece 1000 km más al norte, lo que indica que en el pasado su distribución ha podido ser más amplia de lo que hoy es la de *P. tucumanum* y *P. nebulosum*. Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno supusieron, durante los periodos fríos, notables expansiones de las formaciones

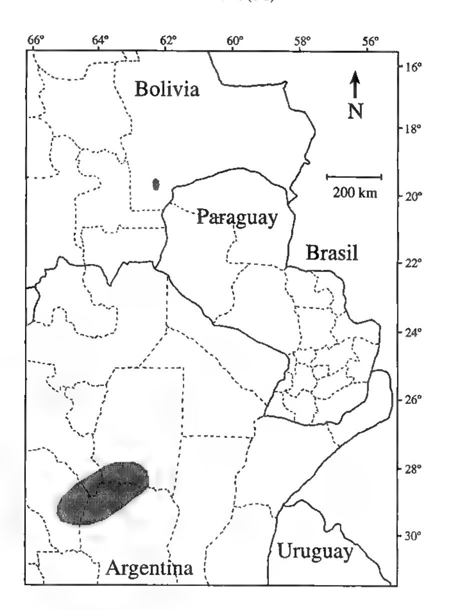


Fig. 2 – Distribución de *Pleurodema guayapae* en Argentina y Bolivia.

vegetales xerofíticas hacia el norte (SOLBRIG, 1976), que indudablemente arrastraron una fauna acompañante. Cambios posteriores en las condiciones ambientales generales y locales habrían llevado a un desigual fraccionamiento de áreas de distribución antaño continuas, variable según las especies. Cuando se considera un conjunto de especies que viven en una determinada región, los cambios en sus áreas de distribución como respuesta a grandes variaciones ambientales tienen a menudo un carácter altamente individual, dadas las diferentes variables ambientales que influyen en la distribución de cada especie en particular (BROWN

et al., 1996). Según esto, no es de extrañar que podamos observar diferentes patrones de distribución entre los anfibios chaqueños.

La posición taxonómica de las poblaciones norteñas de *Lepidobatrachus llanensis* merecería ser estudiada cuidadosamente, y lo mismo es cierto para las poblaciones bolivianas de *P. guayapae*. Aunque los rasgos morfológicos externos no parecen indicar diferencias entre dichas poblaciones y las argentinas, el tiempo de aislamiento ha podido ser suficiente para que se haya producido un fenómeno de especiación. No obstante, también es cierto que muchos cambios climáticos y fisiográficos operan a veces a velocidades mayores que las tasas de diferenciación de las especies (SCHMIDT, 1950), lo que depende en gran parte de factores intrínsecos. Para conocer el grado de divergencia entre ambos grupos de poblaciones de *P. guayapae*, será necesario en el futuro llevar a cabo comparaciones basadas en bioacústica y/o técnicas moleculares.

AGRADECIMIENTOS

I. DE LA RIVA agradece a C. W. MYERS y L. FORD su amabilidad y ayuda durante las visitas al American Museum of Natural History, y a E. O. LAVILLA y Sonia KRETZSCHMAR el préstamo de los ejemplares de *P. guayapae* de la FML. L. GONZALES agradece a la Wildlife Conservation Society (WCS) la beca que posibilitó el trabajo de campo, y a la Capitanía del Alto y Bajo Izozog (CABI) y su equipo de Recursos Naturales (A. NOSS, A. MISERENDINO, E. CUÉLLAR, F. SORIA, A. ARAMBIZA, N. RAMÓN y G. CASTRO) todo el apoyo recibido durante dicho trabajo.

LITERATURA CITADA

BARRIO, A., 1964. – Especies crípticas de *Pleurodema* que conviven en una misma área, identificadas por el canto nupcial (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, **24**: 471-489.

BRIDAROLLI, M. E. & DI TADA, I. E., 1994. – Biogeografía de los anfibios anuros de la región central de la República Argentina. *Cuad. Herp.*, **8**: 63-82.

BROWN, J. H., SEVENS, G. C.& KAUFMAN, D. M., 1996. – The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **27**: 597-623.

CARTENS, A., 1995. – *Mapa IGM 17. Vegetación.* Santa Cruz, CORDECUZ – KFW, Proyecto Plan de Protección de Recursos Naturales de Santa Cruz.

CEI, J. M., 1955*a*. – Notas batracológicas y biogeográficas argentinas. I-II-III-IV. *An. Dep. Invest. cient. Sec. Biol. Univ. nac. Cuyo*, **2**: 1-11.

----- 1955*b*. – Chacoan batrachians in central Argentina. *Copeia*, **1955**: 291-293.

----- 1980. – Amphibians of Argentina. *Monit. zool. Ital.*, (n.s.), *Mon.* **2**: 1-609.

CRUZ, F. B., PEROTTI, M. G. & FITGERALD, L. A., 1992. – Lista de anfibios y reptiles colectados en una localidad del chaco salteño. *Acta zool. lilloana*, **42**: 101-107.

DE LA RIVA, I., 1990. – Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **8**: 261-319.

DUELLMAN, W. E. & VELOSO, A., 1977. – Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographical model. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **64**: 1-46.

FAIVOVICH, J., 1994. – La distribución del género *Lepidobatrachus* (Budgett, 1899) (Leptodactylidae: Ceratophryinae). *Acta zool. lilloana*, **43**: 105-115.

FROST, D. R. (ed.), 1985. – *Amphibian species of the world.* Lawrence, Allen Press & Ass. Syst. Coll.: [i-iv] + i-v + 1-732.

GALLARDO, J. M., 1968. – Sobre la validez de algunas especies argentinas de *Pleurodema* (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, **28**: 135-144.

----- 1979. – Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. *In*: W. E. DUELLMAN (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*, *Mus. nat. Hist. Univ. Kansas Mon.*, **7**: 299-307.

----- 1987. – *Anfibios argentinos. Guia para su identificación.* Buenos Aires, Librería Agropecuaria S. A.: 1-98.

HOLDRIDGE, L. R., 1975. – *Mapa ecológico de Bolivia*. La Paz, MACA: 9 hojas.

JAKOB, J. & GUAMAN, A., 1995. – *Mapa IGM 17. Fisiografía y suelos.* Santa Cruz, CORDECUZ – KFW, Proyecto Plan de Protección de Recursos Naturales de Santa Cruz.

LAVILLA, E. O. 1992. – Tipos portadores de nombres y localidades tipo de anfibios de Argentina. *Acta zool. lilloana*, **42**: 61-101.

LAVILLA, E. O. & SCROCCHI, G. J., 1991. – Aportes a la herpetología del chaco argentino. I. Lista comentada de los taxa colectados por la expedición PRHERP 1985. *Acta zool. lilloana*, **40**: 21-32.

LAVILLA, E. O., CRUZ, F. B. & SCROCCHI, G. J., 1995. – Amphibiens et reptiles de la station biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. *Rev. fr. Aquariol.*, **22**: 51-58.

MCLISTER, J. D., LOUGHEED, S. C. & BOGART, J. P., 1991. – Electrophoretic and vocalization comparisons among three leptodactylid frogs (*Pleurodema* spp.) from northwestern Argentina. *Can. J. Zool.*, **69**: 2397-2403.

PARKER, H. W., 1927. – A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* and *Pleurodema*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **9**: 450-478.

PERACCA, M. G., 1897. – Viaggio del Dott. Alfredo Borelli nel Chaco Boliviano e nella Repubblica Argentina. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino*, **12**: 1-19.

SCHMIDT, K. P., 1950. – The concept of geographic range, with illustrations from amphibians and reptiles. *Texas J. Sci.*, **1950**: 326-334.

SOLBRIG, O. T., 1976. – The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. *In*: D. W. GOODALL (ed.), *Evolution of desert biota*, Austin, Univ. Texas Press: 7-49.

STRANECK, R., DE OLMEDO, E. V. & CARRIZO, G. R., 1993. – *Catálogo de voces de anfibios argentinos.* **1**. Buenos Aires, Ediciones L.OL.A.: 1-130.

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.





International Journal of Batrachology
published by ISSCA

SHORT GUIDE FOR AUTHORS

(for more detailed *Instructions to Authors*, see *Alytes*, 1997, **14**: 175-200)

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as colour or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviours, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or tab. 4. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (BOURRET, 1942; GRAF & POLLS PELAZ, 1989; INGER et al., 1974). References in the *Literature Cited* section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. – *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. 1-4.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (ed.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

Manuscripts should be submitted **in triplicate** either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Janalee P. CALDWELL (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history. Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees.

If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a floppy disk (3 ½ or 5 ¼) should be sent to the Chief Editor. We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word (1.1 to 6.0, DOS or Windows), WordPerfect (4.1 to 5.1, DOS or Windows) or WordStar (3.3 to 7.0); (2) less preferably, formated DOS (ASCII) or DOS-formated MS Word for the Macintosh (on a 3 ½ high density 1.44 Mo floppy disk only).

Page charges are requested only from authors having institutional support for this purpose. The publication of colour photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by ISSCA to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 1998, **16** (1-2): 1-76.

Contents

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Pascal*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record*.

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 4ème trimestre 1998.